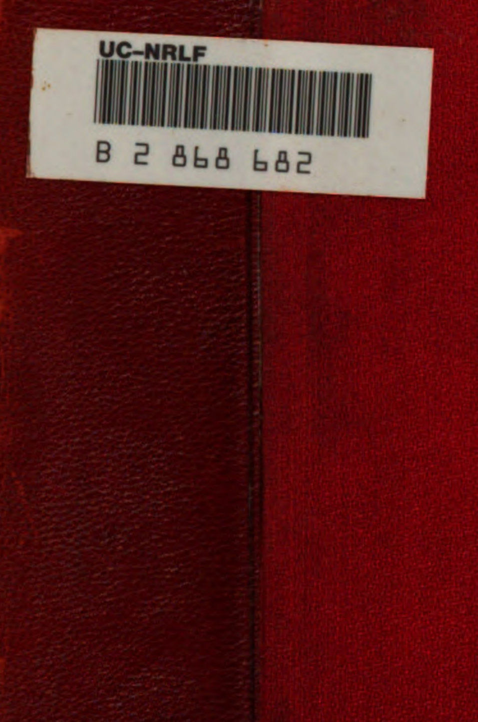
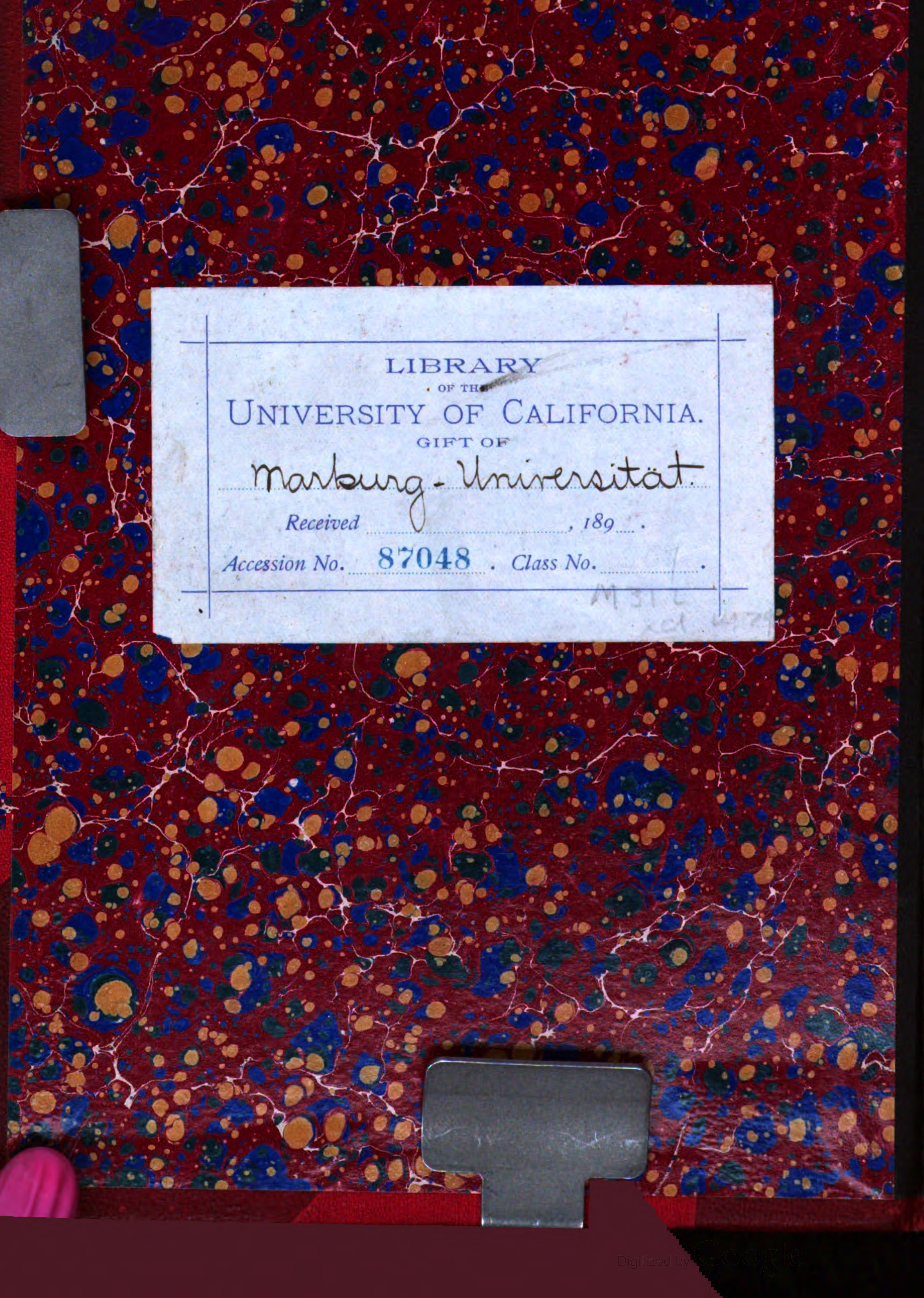
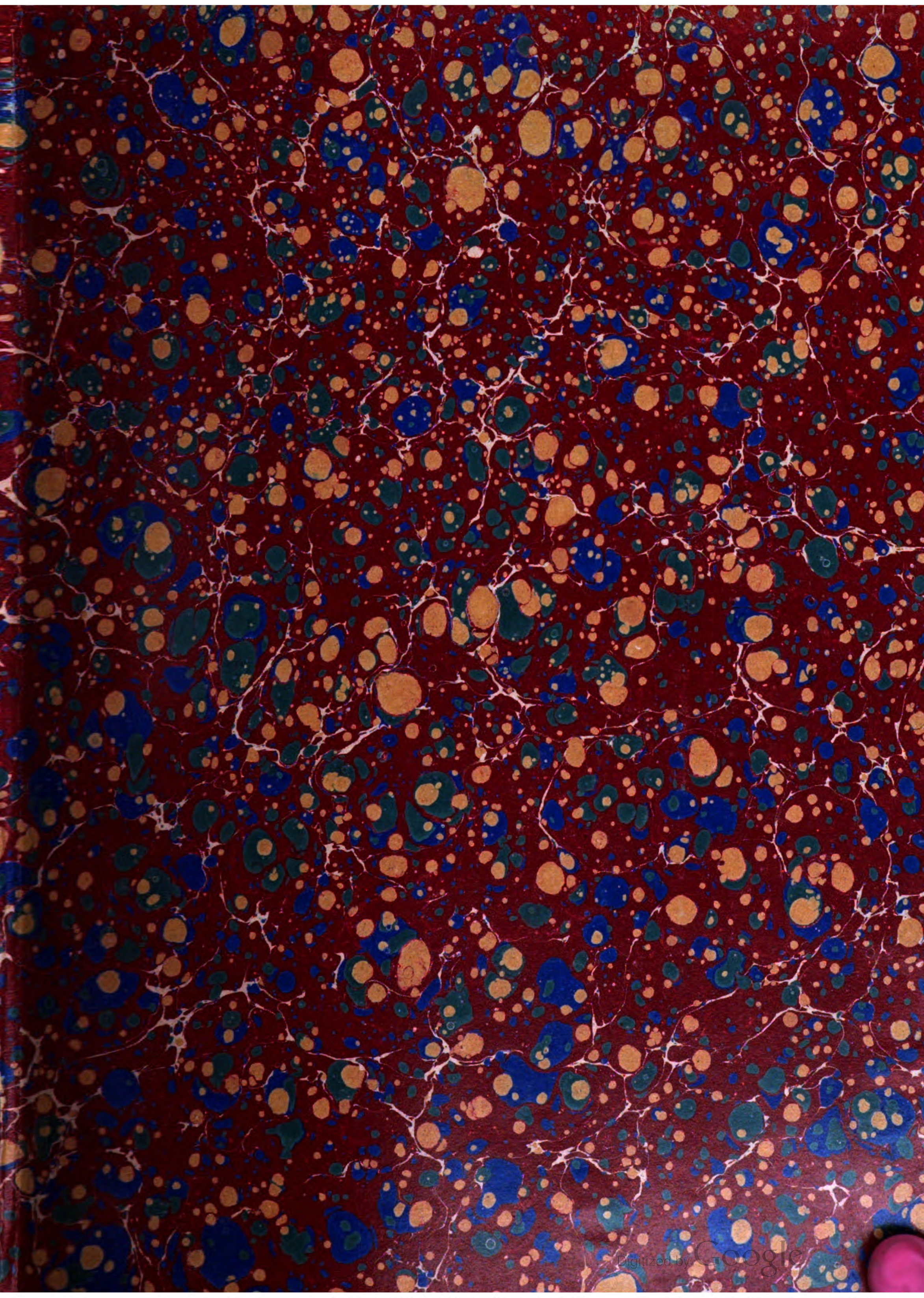





Digitized by Google

Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina.

Habilitationsschrift

zur Erlangung

der venia legendi für die zoologischen Wissenschaften,

durch welche unter Zustimmung

der Hohen Philosophischen Facultät der Universität Marburg

zu seiner

Sonnabend, den 3. Februar 1894, Vormittags 12 Uhr

zu haltenden Antrittsvorlesung:

Über neuere Entwicklungstheorieen

einladet

Dr. phil. **August Brauer**

aus Oldenburg i. Grossh.

Bonn

Separat-Abdruck aus dem Archiv für mikroskop. Anatomie, Band 43

Verlag von Friedrich Cohen

1894.

Um meine Untersuchungen über die Frage, welche die Reduction der Chromosome in den Geschlechtszellen betrifft, zu einem gewissen Abschluss bringen zu können, schien mir ausser einer möglichst genauen Feststellung der Entstehungsweise der viertheiligen Chromosome unbedingt nothwendig, die Reifung eines parthenogenetisch sich entwickelnden Eies zu verfolgen. Es lagen zwar bereits mehrere Abhandlungen über diesen Gegenstand vor, so die von Weismann (55), Blochmann (10), Weismann und Ischikawa (58, 59), Platner (42) und Lameere (35), indessen sie beschränkten sich alle auf die Entscheidung der Frage, ob bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zwei oder nur ein einziger Richtungskörper abgeschnürt werden, ob also das bekannte Zahlengesetz der Richtungskörper für alle Formen Gültigkeit hat oder nicht; nur Weismann hat in einer zweiten Mittheilung über Artemia salina (57) genauere, Zahl und Bau der Chromosome berücksichtigende Angaben gegeben. Diese stimmten aber in wichtigen Punkten so wenig mit den Resultaten, welche ich bei der nahe verwandten Form, Branchipus (15), gewonnen hatte, überein und erschienen mir für eine Entscheidung der Frage, ob auch bei dem parthenogenetischen Ei eine Reduction der Chromosome stattfindet, so wenig genügend, dass ich eine neue Untersuchung für nothwendig hielt. Da man die Ostracoden, Cladoceren und Insecten hierfür theils wegen der grossen Zahl zu kleiner Chromosome, theils wegen der Schwierigkeit der Behandlung nach den bisherigen Angaben für ungeeignet halten musste, Artemia aber von vornherein wegen der Verwandtschaft mit Branchipus, also wegen der wohl zu erwartenden ebenfalls günstigen Verhältnisse, vor allem wegen der bequemen Behandlung und leichten Orientirung der Eier, sich empfahl, so wählte ich dieses Thier.

Um das Material zu gewinnen, konnten zwei Wege eingeschlagen werden: entweder man zieht die Thiere aus Eiern, die in getrocknetem Schlamm liegen, auf oder man fängt sie sich in ihrer Heimath. Weil mir von meiner Arbeit über Branchipus bekannt war, dass derartige Fragen wie die hier zu behandelnde nur mit Hülfe eines sehr grossen Materiales gelöst werden können, eine Aufzucht aber viel zu mühsam und zu wenig ergiebig ist, so

beschloss ich, nachdem ich die erwähnte Untersuchung abgeschlossen hatte, im Frühjahr 1892 nach Capodistria bei Triest zu gehen, dessen Salinen bereits von Siebold (49) und Claus (18) Material geliefert hatten. Durch das K. K. österreichische Ministerium für Kultus und Unterricht erhielt ich auf der zoologischen Station in Triest einen Arbeitsplatz; ich sage demselben hierfür meinen besten Dank.

Anfangs war es meine Absicht in Capodistria selbst zu wohnen und die Artemia selbst zu fangen und besonders nebenbei biologischen Fragen, die sich an dieses interessante Thier knüpfen, meine Aufmerksamkeit zu widmen, indessen wurde ich durch andere Arbeiten an Triest gebunden. Durch Vermittelung des Inspectors der Station, Herrn Dr. Graeffe, wofür ich ihm bestens danke, erhielt ich durch einen Salinenwächter an bestimmten Tagen der Woche vom Anfang Juni bis zum Anfang Juli mit dem ersten Frühdampfer von Capodistria überreichliche Mengen von Artemien, die an demselben Morgen in der Frühe gefangen worden waren. Da die Thiere in der mitgeschickten Lauge sich nur kurze Zeit hielten, wahrscheinlich, weil die Durchlüftung keine genügende war, und da für eine Entscheidung der auf die Bildung von Subitan- und Dauereiern etc. sich beziehenden Fragen eine durch lange Zeit fortgesetzte Züchtung das erste Erforderniss war, so beschränkte ich mich lediglich auf das Sammeln von Material für die vorliegende Untersuchung.

Wie schon Joly (33) von der Artemia bei Marseille, Leydig (38) von der bei Cagliari und von Siebold (49) von der bei Capodistria, also meinem Fundort, angeben, findet man zu gleicher Zeit sowohl Thiere, welche Subitaneier bilden, die eine durchsichtige dünne Schale haben, und die sich im Uterus noch bis zum Metanauplius entwickeln, als auch solche, welche Dauereier ablegen, die mit harter Schale versehen und aus dem Uterus bereits, wie es scheint, entfernt werden, wenn die Keimblätterbildung beendet ist, und eine Ruheperiode durchmachen müssen[1]).

Um etwaigen Einwänden, welche gegen die Deutung einzelner Beobachtungen erhoben werden könnten, zu begegnen,

1) Die Angabe Düsing's (19) über Artemia: „Im Sommer legt sie parthenogenetisch Sommereier, aus denen sich sofort wieder Weibchen entwickeln; bei Eintritt des Mangels im Herbst aber erscheinen auch die Männchen und es werden dann befruchtete Wintereier gelegt“ muss ich für irrthümlich erklären.

bemerke ich, dass ich unter den vielen Tausenden von Thieren, welche ich gesehen habe, auch nicht ein einziges, wegen der grossen Greifzangen kaum zu übersehendes Männchen gefunden habe, und dass ich auch in den Uteri der vielen Hunderte von Weibchen, welche ich geschnitten habe, niemals Spermatozoen, die nach Leydig (38) denen von Branchipus gleich gebaut sind, angetroffen habe.

Zum Conserviren benutzte ich wieder wie bei Branchipus heisses Sublimat, und ebenso färbte ich mit Alaun-Hämatoxylin. Abgesehen davon, dass andere Flüssigkeiten in Pikrinessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Chromosmiumessigsäure in kaltem oder erwärmtem Zustande oder in Verbindung mit heissem Wasser unbrauchbare Bilder lieferten, war mir eine möglichst gleiche Behandlung wie bei Branchipus erwünscht, um einen Vergleich besser und sicherer durchführen zu können.

Wie schon erwähnt wurde, liegen über die Reifung des Artemia-Eies zwei Untersuchungen von Weismann vor, von denen er die eine mit Ischikawa (59), die andere mit vom Rath (57) ausgeführt hat. Die erste Mittheilung beschränkt sich nur auf den Nachweis eines einzigen Richtungskörpers bei Artemia, ohne genauere Angaben über Zahl, Bau und Entstehung der Chromosome zu geben. Solche finden sich dagegen in der zweiten Mittheilung. Aus derselben führe ich nur folgende an: „Aus den früheren Untersuchungen desselben Materials wusste ich schon, dass das Keimbläschen, wenn es an die Oberfläche steigt, eine grosse Zahl ziemlich gleichmässig vertheilter Chromatinkörnchen enthält. Es zeigte sich jetzt, dass diese Körnchen nicht etwa schon die definitiven Chromosome oder Idanten sind; sie sind kleiner und viel zahlreicher (Fig. IX, 1). In einem Keimbläschen zählte ich deren 115, in einem, welches schon zur Spindel sich umwandelte, zählte ich deren 115, die alle in der Aequatorialebene lagen (Fig. IX, 2), in einem zweiten nur 77, einem dritten 70 und in einem vierten nur 57. In der Aequatorialplatte der fertigen Richtungsspindel aber liegen zu einem Doppelkranz geordnet stets 48—52 kuglige Idanten (Fig. IX, 3a). Diese Letzteren müssen also durch Verschmelzung mehrerer der primären Chromatinkörnchen entstehen, und die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Letzteren muss darauf beruhen, dass in

dem einen der untersuchten Keimbläschen dieser Verschmelzungsprocess schon weiter vorgerückt war, als in dem andern. Von den 48—52 Idanten der Aequatorialplatte rücken 24—28 nach dem einen und ebenso viele nach dem andern Pol" (p. 73). „Dafür" (dass die erste Richtungstheilung beibehalten ist in der Form der Reductionstheilung) „spricht dann noch ferner der Umstand, dass es Herrn Dr. vom Rath niemals gelang, in der Aequatorialplatte der Richtungsspindel von Artemia einfache Idanten zu beobachten; sie waren stets doppelt, zwei grosse, runde Körner übereinander (Fig. IX, 3)" (p. 75).

Während ich die Angaben der ersten Mittheilung im Allgemeinen bestätigen kann, weichen die letzteren von den Resultaten meiner Untersuchung so sehr ab, dass ich keinen Versuch machen kann, sie mit denselben in Einklang zu bringen, sondern mich auf ihre Wiedergabe beschränken muss.

I. Die Reifung des Eies.

Die früheren Untersuchungen, besonders diejenige von Claus (18), haben bereits gezeigt, dass Artemia in Bezug auf den Bau der Geschlechtsorgane, von geringfügigen Punkten abgesehen, fast völlig mit dem ihr nahe verwandten Branchipus übereinstimmt, und deshalb brauche ich hierauf nicht näher einzugehen, sondern kann auf die Arbeit von Claus (18) und auf die meinige (15) verweisen; ich möchte nur hervorheben, dass auch bei Artemia neben den Eizellen Nährzellen vorhanden sind, nicht fehlen, wie Claus angiebt.

Auch der Verlauf der Bildung und Entwicklung der Eier ist im Allgemeinen wesentlich derselbe wie bei Branchipus. Nachdem die Substanz der Nährzellen vom Ei aufgenommen und zum Dotter umgewandelt ist, und gleichzeitig auch die Ausbildung der Chromosome für die erste Richtungsspindel erfolgt ist, rücken die Eier aus den Ovarien in die Oviducte und dehnen deren dem Uterus am meisten genäherten Theile stark nach allen Seiten aus, so dass die Eier jederseits in einer weiten Tasche zu liegen scheinen. Da eine Begattung nicht erfolgt und da ferner an der Uebergangsstelle von den Oviducten in den Uterus keine die Mündung verengende Zellpolster wie bei Branchipus vorhanden sind, welche eine vorzeitige Befruchtung und ein vorzeitiges Uebertreten der Eier in den Uterus verhindern, so ist der Zeitpunkt, wann

die Eier in den Uterus übertreten, bei Artemia nicht so scharf begrenzt wie bei der anderen Form, wo es erst möglich ist, wenn die Begattung erfolgt ist. Manchmal kann man beobachten, dass die Eier nur ganz kurze Zeit in den Taschen der Oviducte verweilen, manchmal aber auch mehrere Stunden. Mit Bestimmtheit lässt sich feststellen, dass in den Eiern, wenn sie in den Uterus übertreten, bereits die erste Richtungsspindel ausgebildet ist, die Theilung aber niemals vollzogen ist. Da die Oeffnung, welche in den Uterus von den Oviducten hineinführt, sehr erweiterungsfähig ist, so brauchen sich die Eier nicht durchzudrängen wie bei Branchipus, sondern können übertreten, ohne ihre Form wesentlich zu verändern. Kurz nachher erfolgt die Abschnürung des Richtungskörpers, und weiter die Furchung und Keimblätterbildung; von hier ab verhalten sich, wie oben erwähnt wurde, die Eier verschieden, je nach dem es Subitan- oder Dauereier sind.

Die meisten der von mir untersuchten Eier waren Subitaneier, doch habe ich genügend viele Stadien von Dauereiern gesehen, um angeben zu können, dass die Reitung hier in derselben Weise verläuft, die folgende Schilderung für beide Arten von Eiern also Gültigkeit haben kann.

Auf die genauere Untersuchung der Keim- und Wachsthumszone der Ovarien, wo die Theilungen der Ovogonien und die Ausbildung der Chromosome der Ovocyten vor sich gehen, habe ich verzichten müssen, weil die Verhältnisse hier noch viel ungünstiger als bei Branchipus liegen, nämlich die Zahl der Chromosome wider Erwarten eine bedeutend grössere, die Grösse der Kerne der Ovogonien sowie der jüngsten Keimbläschen fast dieselbe ist. Man sieht in der Keimzone zwar häufig Spindeln, und auch in den Ovocytenkernen erkennt man feinere und dichtere Knäuel und längere und kürzere Segmente und man kann deshalb vermuthen, dass die sich hier abspielenden Vorgänge ähnliche sein werden wie bei Branchipus, aber irgend ein näherer, eine bestimmte Angabe gestattender Einblick in dieselben ist völlig unmöglich.

Ich beginne deshalb meine Darstellung erst mit dem Stadium, wo die Dotterbildung bereits begonnen hat, und wo die Chromosome in dem Keimbläschen schon fertig ausgebildet, aber noch nicht in der Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel

angeordnet sind; es ist dieses das erste Stadium, wo es möglich ist, über die Zusammensetzung und die Zahl der Chromosome sich sicher zu orientiren.

Wie die in Fig. 1 abgebildeten vier Schnitte durch ein Keimbläschen auf diesem Stadium zeigen, sind die Chromosome durch den ganzen Kernraum ziemlich gleichmässig vertheilt und liegen, wie bereits Weismann und Ischikawa (59) angegeben, in einem weitmaschigen Netzwerk von Lininfäden. Zwischen ihnen lagert ein runder, homogen erscheinender, sich mit Hämatoxylin sehr wenig färbender Nucleolus (Fig. 1b). Die Zahl der Chromosome beträgt 84; zwar findet man zuweilen Keimbläschen, in welchen man einige wenige mehr oder weniger zählt, doch ist die Zahl 84 so vorherrschend und die Grenzen, in welchen dieselbe schwankt, sind so nahe an einander liegend, dass man nicht zweifeln kann, den Grund für die abweichenden Zahlen darin zu suchen, dass einige Chromosome durchschnitten, und ihre Theilstücke als ganze Chromosome gerechnet sind, oder dass einzelne durch das Schnittmesser abgetrennt sind. Da dieses Stadium jünger ist als dasjenige, auf welchem nach Weismann 115 Körnchen vorhanden sein sollen, indem dieselben schon in einer Platte angeordnet sind, so kann ich mit Bestimmtheit für Artemia die Ansicht für irrthümlich erklären, dass bei der Ausbildung der Richtungsspindel eine Verschmelzung von Chromomen stattfindet.

Die Grösse der Chromosome ist eine oft auffallend verschiedene; neben grösseren kommen auch kleine vor. Der Bau ist aber bei allen derselbe und stimmt genau mit demjenigen überein, welchen nach den bisherigen Beobachtungen die Chromosome fast aller Spermato- und Ovocytenkerne zeigen, das heisst, ein jedes Chromosom setzt sich aus vier Theilen zusammen, die so einer quadratischen Grundfläche eingeordnet sind, dass ein jeder eine Ecke derselben einnimmt. Da jeder die Form eines sehr kurzen Stäbchens mit rundem Querschnitt hat, so sieht man bei einer Polansicht vier Kugeln, welche dicht an einander stossen, nur durch einen schmalen Spalt, der mit einer sich nur wenig färbenden Kittmasse (lame intermédiaire van Beneden's) ausgefüllt ist, getrennt sind, und zwischen welchen in der Mitte ein sternförmiges Lumen erkennbar ist. Hat man von dem Chromosom eine Seitenansicht vor sich, so erblickt man statt vier

Kugeln zwei Stäbchen, die allerdings kaum diese Bezeichnung verdienen, weil ihre Länge nur sehr wenig ihre Dicke übertrifft. Liegen die Chromosome schief, so gehört schon einige Uebung dazu, um über ihre Zusammensetzung klar zu werden. Je nach der Lage sieht man ein Paar der vier Stäbchen ganz, von dem anderen einen mehr oder weniger grossen Theil unter dem ersten hervorragen, oder es liegen drei Stäbchen derart, dass das mittlere am höchsten, die beiden anderen seitlich und etwas tiefer sich befinden.

Die grosse Zahl der Chromosome, welche sieben Male mehr beträgt als die von Branchipus, und der Umfang des Keimbläschens, welcher bewirkt, dass man dasselbe niemals auf einem, sondern meist auf 3—4 Schnitten erhält, machen es unmöglich, eine klare Uebersicht über die Spindelbildung zu gewinnen. Was man sehen kann, berechtigt zu dem Schluss, dass die „Spindel sich innerhalb des Kontours des Keimbläschens bildet" (Weismann und Ischikawa), wenigstens zum grössten Theile.

Die ausgebildete Spindel hat zuerst stets in allen Eiern, wie die soeben genannten Forscher richtig beobachtet haben, eine tangentiale Lage. Entsprechend der grösseren Chromosomenzahl ist der Umfang der Spindel ein ganz auffallend grosser (Fig. 2—10, Fig. 51). Sie besteht aus zwei abgestumpften Kegeln, welche sich mit ihren Grundflächen in der Aequatorialplatte berühren. Während sie mit ihren Seiten theils an das eine schmale Zone um das ganze Ei bildende Rindenplasma theils direkt an den Dotter anstösst, findet man an den Polflächen entweder ebenfalls Dotter oder in mehr oder weniger starker Ausbildung (z. B. Fig. 6—8) eine meist kugelförmige Ansammlung von feinkörnigem Protoplasma. Centrosome sowie eine deutlich ausgeprägte Strahlung oder radiäre Anordnung des anliegenden Dotters habe ich in keinem Falle gesehen. Sollte die feinkörnige Masse an den Polen auf das Vorhandensein von Centrosomen und Strahlungen schliessen lassen, so würde auffallend sein, ebenso wie ich es bei Branchipus hervorgehoben habe, dass der innere Theil der Spindelfasern sich erhält, dagegen der äussere nebst dem Centrosom nicht, und weiter verdiente der Unterschied hervorgehoben zu werden, welcher zwischen diesen Spindeln und den später zu beschreibenden Furchungsspindeln besteht, indem hier trotz der gleichen Konservirung der Eier Centrosom und Strahlung sehr auffallend

hervortreten. Der innere Theil, zugleich der grössere, der Spindelfasern ist auf manchen Präparaten sehr gut, auf anderen weniger klar erhalten; auf den ersteren lässt sich ebenfalls dieselbe Thatsache wie bei Branchipus feststellen, dass an jedes Chromosom vier Spindelfasern herantreten, also je zwei an ein Tochterchromosom, und dass jede Faser ihren Anhaltspunkt an einem der vier Stäbchen hat (Fig. 6, 10). Auf den weniger guten Präparaten erschienen die Fasern nicht homogen, sondern körnig, doch lässt sich auch hier zuweilen noch die Zahl der mit jedem Chromosom sich verbindenden Fasern feststellen (z. B. Fig. 7).

Was nun die Zahl der Chromosome betrifft, so könnte man glauben, dass in Folge der grossen Menge eine Zählung sehr erschwert wäre, kaum mit Sicherheit vorgenommen werden könnte. Indessen ist dieses nicht der Fall. Denn in ähnlicher Weise wie man z. B. bei Ascaris megalocephala findet, dass die chromatinreicheren Kerne von bivalens grösser sind als die von univalens und für die Untersuchung mindestens ebenso bequem sind, übertrifft auch hier der Umfang des Keimbläschens, wie ich schon oben hervorhob, sowie der Aequatorialplatte und auch der späteren Kerne entsprechend der grösseren Chromosomenzahl bedeutend den der Spindeln und Kerne bei Branchipus, wo nur 12, bezw. 24 Chromosome vorhanden sind. Nur zuweilen trifft man kleinere Spindeln (z. B. Fig. 7); es dürfte dieses vielleicht mit der Grösse des Thieres in einem Zusammenhang stehen. Nur insofern erschwert die Grösse der Kerne und Spindeln die Untersuchung, als man einmal die für eine genaue Zählung unbedingt nothwendigen, völlig genauen Polansichten sehr selten, oft unter 40—50 Eiern sogar nicht eine einzige brauchbare, erhält, man also grosses Material zur Verfügung haben muss, und ferner die Spindel stets auf mehrere, meist drei bis vier Schnitte trotz der Dicke von 8—10μ vertheilt wird, und man deshalb bei Seitenansichten nicht stets die peripher liegenden Chromosome wie bei Branchipus für die Zeichnung auswählen kann, sondern sich begnügen muss, einen beliebigen Schnitt, welcher in einer Ebene liegende Chromosome klar zeigt, zu nehmen. Es lässt sich mithin aus der blossen Betrachtung von Seitenansichten noch nicht auf die Stellung der einzelnen Chromosome in der Aequatorialplatte schliessen, wie es bei Branchipus möglich war, sondern man ist hier allein auf die Polansichten angewiesen.

Diese lassen nun mitunter sehr deutlich, mitunter weniger eine sehr regelmässige Anordnung erkennen. Die Aequatorialplatte ist kreisrund (Fig. 2—5), zuweilen erscheint sie zwar etwas in der Richtung des Radius abgeplattet, doch möchte ich glauben, dass hier eine kleine Zusammendrückung durch andere Eier oder bei der Behandlung stattgefunden hat. Wie besonders Fig. 4 ausgezeichnet erkennen lässt, sind die stets in der Zahl 84 vorhandenen Chromosome nicht nur über die Peripherie vertheilt, sondern, wie es überall, wo die Zahl der Chromosome gross ist, und diese die Form kurzer Stäbchen oder von Kugeln haben, der Fall zu sein scheint, über die ganze Platte vertheilt und zwar in meist fünf concentrischen Kreisen; der Mittelpunkt der Platte wird ebenfalls von einem Chromosom eingenommen.

Wer noch immer glaubt, dass die Viertheiligkeit der Chromosome in den Spindeln der Ovo- und Spermatocyten in einer zufälligen Verklebung von einzelnen selbständigen Chromosomen seinen Grund hat, und bezweifelt, dass alle vier nur durch doppelte Spaltung entstandene, noch mit einander durch die Lame intermédiaire verknüpfte Theile eines Chromosoms sind, der möge die Fig. 2—5 und Fig. 12a betrachten und erklären, wie eine derartig regelmässige Zusammenordnung von 336 Chromosomen zu 84 Gruppen von je vieren stets ohne Unterschied in gleicher Weise bei allen Eiern zufällig geschehen kann[1]).

Da ein jedes Chromosom in der Polansicht zweitheilig erscheint, so geht daraus hervor, dass alle derart in der Aequatorialplatte angeordnet sind, dass je ein Paar der vier Theile je einem Pol zugekehrt ist. Zuweilen liegen zwar einige Chromosome etwas schief (Fig. 3), indessen möchte ich glauben, dass diese Lage nicht die wirkliche ist, sondern durch das Microtommesser herbeigeführt ist. Wie man sofort erkennt, sind die Chromosome bald radial, bald tangential, bald noch anders gestellt; hierdurch erscheint die Anordnung mitunter unregelmässiger als sie in Wirklichkeit ist, indem nämlich einige radial liegende über den Kreis, dem sie zugehören, hinaus ragen. Eine solche Gesetzmässigkeit

1) Neuerdings gibt Häcker (24) wieder eine neue Entstehungsweise der viertheiligen Chromosome an, auf Grund welcher man sie zu betrachten habe als zwei mit einander verbundene, durch einfache Spaltung zweitheilig gewordene Chromosome. Ein Hinweis auf meine Arbeit über Ascaris (17) wird genügen, um zu zeigen, dass ich dieser Deutung nicht zustimmen kann.



und Abhängigkeit der Lage des einen Chromosoms von der des benachbarten wie bei Branchipus konnte ich hier nicht feststellen, weil wegen der grossen Zahl eine sehr grosse Anzahl von Polansichten zum Vergleiche nothwendig sind.

Zwischen den einzelnen Chromosomen fand ich sehr oft ein Netz von Protoplasma, in dessen Maschen die ersteren lagen. Um das Bild nicht zu verwirren, habe ich dasselbe nicht eingezeichnet.

So lange die Eier in den Oviducten sich befinden, behält die Spindel in den meisten Fällen ihre tangentiale Lage, doch kann häufiger als bei Branchipus der Anfang und ganz vereinzelt auch die völlige Drehung um 90^0 in eine radiale Stellung constatirt werden (Fig. 9—10); gewöhnlich erfolgt sie aber erst im Uterus. Oft schon während des letzten Processes, sicher aber nach demselben erfährt die Spindel eine sehr starke Kontraction sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung, indem einmal die beiden abgestumpften Kegel der Spindel sehr kurz werden, und dann die Chromosome enger an einander rücken, und die Aequatorialplatte hierdurch an Grösse verliert (Fig. 11). Wegen der starken Konvergenz der Fasern lassen diese sich sehr schwer erkennen, fast stets nur eine sehr kurze Strecke vom Chromosom aus verfolgen. Nach den herrschenden Ansichten darf man wohl die Ursache der Verkleinerung der Spindel, besonders der Zusammenschiebung der Chromosome in einer Kontraction der Fasern vermuthen.

Etwas später, aber, wie es scheint, nicht eher als bis die Spindel sich radial eingestellt hat, beginnt die Trennung der Tochterplatten (Fig. 12, 52). Da die Chromosome in kurzer Zeit noch immer enger sich an einander lagern, und zudem oft, vielleicht in Folge einer stärkeren Kontraction der peripheren Fasern, besonders die äussere Tochterplatte an ihren Rändern nach dem Pol zu gekrümmt wird, so ist es bald unmöglich genau noch den Bau aller Chromosome festzustellen, geschweige denn eine Zählung vorzunehmen. Das in der Figur 12 abgebildete Stadium, welches den Beginn der Trennung der Tochterplatten darstellt, ist das letzte, wo ich mit Sicherheit mir einen Einblick verschaffen konnte; von der anderen, zugehörigen Tochterplatte waren leider einige Chromosome durch den Schnitt abgetrennt. Wie Fig. 12a lehrt, ist die Zahl, der Bau und die Anordnung der Chromosome noch im Ganzen dieselbe wie auf den der Trennung vor-

hergehenden Stadien, nur sind sämmtliche näher aneinander gerückt, und hierdurch ist der Durchmesser der Platte um etwa $^1/_6$ kleiner geworden gegen früher.

Wenn man die folgenden Stadien (Fig. 13—19) betrachtet und mit den in Fig. 2—11 abgebildeten vergleicht, so könnten Zweifel aufkommen, ob die ersteren den letzteren sich direct anreihen, ob man es hier mit der ersten und nicht mit der zweiten Spindel zu thun habe. Diese Zweifel sind nicht berechtigt. Abgesehen davon, dass ich auf meinen vielen Präparaten dann überhaupt nicht die erste Spindel, die sicher die häufigste ist, hätte, möchte ich nur betonen, einmal, dass in den meisten Fällen die Dotterhaut hier noch fehlt, die sich, nach Branchipus zu schliessen, sicher vor dem zweiten Richtungskörper bildet (wie es auch der Fall ist), ferner dass einzelne durch den Schnitt von der Platte abgetrennte Chromosome in Polansichten als zweitheilig sich erwiesen, und endlich dass ich Thiere, welche die Eier in den Oviducttaschen trugen, isolirte und in bestimmten, kurz einander folgenden Zeiträumen abtödtete, so dass ich mit Sicherheit eine Reihe der wichtigsten hintereinander liegenden Stadien erhalten musste; daraufhin darf ich wohl diese Spindel als die erste ansprechen.

Wenn man reichliches Material zur Verfügung hat, lässt sich die Abschnürung des ersten Richtungskörpers auf den Schnitten Schritt für Schritt verfolgen (Fig. 13—19, 53). Kurz nach dem Beginn der Trennung der Tochterplatten beobachtet man das Auftreten der Verbindungsfäden, von denen je einer zwischen zwei einander gegenüberliegenden Theilen der zweitheiligen Tochterchromosome sich ausspannt. Somit gehören zu jedem Chromosom zwei Fäden, die Gesammtzahl aller Verbindungsfäden ist mithin halb so gross als die der Spindelfasern. Ferner erkennt man sehr früh schon im Aequator der Spindel eine Ringfurche auftreten, die anfangs kaum merklich ist, bald aber, wenn sie gegen die Mitte zu einzuschneiden beginnt, klar hervortritt. Zu gleicher Zeit erhebt sich die zum Richtungskörper werdende Hälfte der Spindel, anfangs wenig, dann allmählich immer stärker über die Oberfläche des Eies und rundet sich mehr und mehr zur Kugel ab; zuletzt erkennt man zwischen beiden Hälften nur noch einen dünnen Verbindungsstrang, bis auch dieser reisst, und damit die Theilung vollendet ist. Wie die Polansicht des Richtungs-

körpers (Fig. 18) erkennen lässt und auch aus den Seitenansichten hervorgeht, ist die Zusammenlagerung der Chromosome jetzt so stark geworden, dass sie nicht nur mehr neben einander liegen, sondern sogar über einander geschoben sind.

Obwohl eine Befruchtung fehlt, also der die Abscheidung einer Dotterhaut veranlassende Reiz nicht vorhanden ist, wird dieselbe doch stets abgesondert und zwar fast zu derselben Zeit wie bei dem befruchtungsbedürftigen Ei von Branchipus, nämlich meist nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers, in einigen, allerdings nicht so seltenen Fällen wie bei der anderen Form, auch schon während der ersten Theilung; es lässt sich alsdann nachweisen, dass auch der Richtungskörper noch an ihrer Bildung Antheil nimmt. (Fig. 13, 14.) Weismann und Ischikawa (59) beobachtete sie ebenfalls bei Artemia, und auch Lameere (35) fand sie bei dem Ei von Asplanchna Sieboldii, dagegen vermisste sie O. Hertwig (29) beim Seesternei im Falle parthenogenetischer Entwicklung.

Nachdem der dünne Verbindungsstrang zwischen den Hälften der ersten Spindel zerrissen ist, wird, soweit mir die sehr zahlreichen Fälle, welche ich gesehen habe, eine bestimmte Angabe erlauben, der erste Richtungskörper stets von dem Abschnürungspunkte entfernt; ich habe ihn niemals direct an demselben oder nahe demselben, wie Weismann und Ischikawa angeben, gefunden, sondern er lag stets wie bei Branchipus entweder, wenn die Dotterhaut später gebildet wurde, mit mehreren zusammen an irgend einer Seite des Uterus oder zwischen den Eiern oder wenn sie früher auftrat, unter der Dotterhaut, aber dann von der Stelle, wo der sich ausbildende Eikern lag, entfernt.

Bis zu diesem Punkte der Reifung verhielten sich alle Eier von Artemia, welche ich untersucht habe, völlig gleich; es ist mir weder ein Unterschied in der Zusammensetzung der Aequatorialplatte, besonders im Bau und in der Zahl der Chromosome, aufgefallen, noch habe ich gefunden, dass unter den in einem Uterus liegenden Eiern einige den anderen in der Entwicklung merklich voraus waren, oder dieselbe noch nicht soweit vorgeschritten war. Nur einmal habe ich eine Aequatorialplatte gefunden, die aber für das soeben Gesagte keine Aenderung herbeiführen kann, weil ihre Zusammensetzung völlig abnorm war. Um die normal entwickelten und angeordneten Chromosome lagen

nämlich noch eine grosse Zahl von zum Theil sehr grossen, unregelmässig gestalteten Chromatinbrocken, deren Herkunft mir völlig räthselhaft ist. Am ehesten könnte man noch an Reste eines degenerirten Kernes einer Nährzelle denken.

Von diesem Zeitpunkte aber ab nimmt die weitere Entwicklung einen verschiedenen Verlauf: entweder es bildet sich die im Ei verbliebene Hälfte der ersten Richtungsspindel sofort zum Eikern um, oder es wird die zweite Theilung vorbereitet und vollzogen, der zweite Richtungskörper wird aber nicht abgeschnürt, sondern bleibt im Ei und wandelt sich wie seine Schwesterhälfte zum Kern um; die Chromosome beider Kerne, also des Eikerns und des zweiten Richtungskörpers, treten alsdann in der Aequatorialplatte der Furchungsspindel zusammen.

Die Vertheilung der Eier, welche nach dem einen oder anderen Modus reifen, ist nicht etwa derart, dass alle Eier, die in einem Uterus liegen, sich in diesem Punkte gleich verhalten, sondern neben solchen, die nach dem einen Modus reifen, findet man andere, die den zweiten Weg eingeschlagen haben.

Erster Modus.

Nachdem der erste Richtungskörper abgeschnürt ist, scheint eine ziemlich lange Zeit zu verstreichen, ehe sich die im Ei verbliebene Hälfte der Spindel zum Eikern umzuwandeln beginnt. Ich schliesse dieses hauptsächlich daraus, dass ich dieses Uebergangsstadium verhältnissmässig sehr oft erhalten habe, während es mir z. B. bei Branchipus weit seltener begegnet ist, hier die Ausbildung des Eikernes der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers sofort zu folgen scheint. Doch ist dieses Stadium kein völliges Ruhestadium, sondern es verläuft ein sehr eigenthümlicher Process, der vielleicht mit der Unterdrückung des zweiten Richtungskörpers in einem Zusammenhang stehen kann (Fig. 20). Soweit ich gesehen habe, findet man bei allen Eiern, die in diesem Stadium sich befinden, dass über der Stelle, wo die Tochterplatte liegt, ein Protoplasmahügel sich über die Peripherie des Eies erhoben hat. Seine Form ist wechselnd, doch durchweg erscheint seine Oberfläche nicht glatt, sondern in Fortsätze ausgezogen; er besteht nur aus Protoplasma, das ganz das Gefüge wie das Rindenplasma des Eies zeigt; Chromatin habe ich niemals in ihm gefunden. Da dieser Hügel oder Schopf niemals vor diesem Sta-

dium geunden wurde, auf diesem und auf späteren aber stets vorhanden war in meist gleicher Grösse und Ausbildung[1]), so muss man diese Bildung wohl für eine normale halten; und da ferner er stets genau über der Stelle liegt, wo die im Ei verbliebene Chromatinmasse sich befindet, diese oft auch eine kleine Erhebung gegen den Hügel hin zeigt, so liegt es nahe an einen Zusammenhang zwischen beiden zu denken. Später werde ich noch eine Beobachtung anführen, die vielleicht über diese räthselhafte Bildung eine Erklärung möglich macht.

Leider ist es nicht möglich, überall auf diesem Stadium Form und Stellung der Chromosome wegen ihrer engen Zusammenlagerung festzustellen und hierdurch zu entscheiden, ob die zweite Richtungsspindel überhaupt noch angelegt wird, oder ob auch dieses nicht mehr geschieht. In nicht wenigen Fällen konnte ich mit Bestimmtheit erkennen, dass alle Chromosome wieder radial eingestellt waren, das heisst also, dass die zweite Spindel angelegt war (Fig. 34). Da indessen dieses Stadium sicher auch in den zweiten Entwicklungskreis, wo die zweite Theilung auch vollzogen wird, hineingehört, so kann ich natürlich nicht bestimmen ob die Bildung der zweiten Spindel auch bei den Eiern geschieht, welche nach dem ersten Modus reifen. In den meisten Fällen sieht man nur einen dichten Haufen von Körnern, die nicht regelmässig angeordnet zu sein scheinen.

Muss ich diese Frage somit unentschieden lassen, so kann ich dagegen mit Sicherheit angeben, dass eine Theilung, auch wenn sie vorbereitet wäre, nicht vollzogen wird. Die Chromatinmasse geht als Ganzes in den Eikern ein. Die Fig. 21 zeigt, dass schon eine Vacuole sich um dieselbe gebildet, und damit die Reconstruction des Kernes ihren Anfang genommen hat. Zwar kann ich den einzig entscheidenden Nachweis, dass die in der Vakuole eingeschlossenen Chromosome auch wirklich zweitheilig sind, nicht bringen, da die Bilder selbst von mehr isolirt liegenden zu unklar sind; es schien manchmal eine Einkerbung vorhanden zu sein (Fig. 21), aber eine sichere Angabe ist mir unmöglich. Doch auch ohne diesen Nachweis glaube ich gestützt auf die genaue

1) Auf den Figuren erscheint der Hügel zuweilen kleiner, kaum ausgebildet; die Ursache liegt darin, dass der Schnitt etwas schief gegangen war, und der Hauptheil sich deshalb erst auf dem benachbarten Schnitt befindet.



Durchmusterung eines sehr grossen Materials behaupten zu können, dass bei diesen Eiern nur ein Richtungskörper gebildet ist. Auch die weitere Entwicklung spricht für diese Ansicht.

Nach der Bildung der Vacuole beginnen die Chromosome ihre Theilchen über ein feines Maschenwerk aus Lininsubstanz, das vornehmlich besonders auf älteren Stadien, wo der Kernraum bedeutend gewachsen ist, sich über die Wände ausbreitet, zu vertheilen. Anfangs lassen sie sich noch als stärker hervortretende Knotenpunkte verfolgen, aber mehr und mehr schwinden auch diese, und zuletzt am Schluss der Vertheilung sieht man nur unzählige, wegen ihrer Kleinheit kaum hervortretende Körnchen von gleicher Grösse, so dass die Kerne fast achromatisch erscheinen (Fig. 26—32). Nucleolen wurden zuweilen bemerkt (Fig. 23 b). Gleichzeitig beginnt der Eikern von der Peripherie abzurücken und sich gegen die Mitte des Eies zu bewegen (Fig. 26, 27, 55). Sein Weg wird noch lange durch eine im Anfange der Bewegung sehr breite, dann schmälere Protoplasmastrasse, die frei von Dotterkörnchen ist, gekennzeichnet. Sie erstreckt sich vom Eikern bis zur Peripherie und lässt hierdurch noch lange die Stelle bestimmen, wo die Reifung vor sich gegangen ist, das einzige Merkmal hierfür neben dem Protoplasmahügel, welcher die Peripherie des Eies nach wie vor noch überragt, aber, wie es scheint, nicht abgeschnürt ist. Vorn stösst der Eikern direkt an den Dotter. Von einer Strahlung, bezw. einem Centrosom ist bis jetzt noch Nichts zu sehen. Dieses wird meist erst sichtbar, wenn der Eikern (Fig. 28, 56) eine kleine Strecke zurückgelegt hat. Dann findet man dem Eikern dicht anliegend, auf seiner der Eiperipherie zugewandten Seite, in der Mitte des Protoplasmaschweifes ein Centrosom, von dem nach allen Seiten Strahlen ziehen, die das Protoplasma in dem anliegenden Theil der Strasse radiär einstellen. Auf etwas späteren Stadien wird auch bereits eine ähnliche Anordnung der umliegenden Dotterkörner sichtbar, die bald so weit greift, dass man die Reihen bis zur Peripherie verfolgen kann. Nachdem das Centrosom noch etwas gewachsen ist (Fig. 29, 30), theilt es sich, und die beiden Hälften rücken wie überall nach zwei von dem Punkte, wo das Centrosom zuerst sich zeigte, um 90° entfernten Stellen, welche mit den Polen der künftigen Furchungsspindel zusammenfallen (Fig. 31, 32, 57, 58). Auf den Kanadabalsam-Präparaten erscheint das Centrosom als

eine grosse helle Kugel, deren Inneres von einem ziemlich grobmaschigen Gerüstwerk von sehr wenig färbbaren Fäden durchsetzt ist, so dass das Centrosom ganz das Aussehen eines kleinen ruhenden Kernes darbietet. Ein Centralkorn war nicht zu erkennen. Dagegen habe ich bei einer Untersuchung unter Wasser besonders auf etwas älteren Stadien des Eikerns häufig zwei bis drei stark lichtbrechende Körner im Centrum gesehen, die auf den Kanadabalsam-Präparaten nicht hervortraten und sich auch nicht gefärbt hatten. Weil die angewandten Reagentien im Allgemeinen für die Konservirung des Achromatins nicht befriedigende Resultate liefern, so beschränke ich mich auf die Wiedergabe des Befundes.

Schon zu der Zeit, wo die Centrosome ihre Wanderung nach den Polen begonnen haben, erkennt man die ersten Anzeichen der Ausbildung der Chromosome für die Furchungsspindel. Ueber die Anfangsstadien dieses Processes kann ich kurz hinweggehen, weil ein Eindringen in das Detail verhindert ist. Man sieht, dass das Gerüstwerk sich zusammenzieht und die Chromatinkörner auf bestimmten Fäden sich aneinanderreihen, und weiterhin, dass auch getrennte Fäden vorhanden sind, aber die Zahl derselben ist eine zu grosse und die Länge zu bedeutend, um einen Versuch zur Combination und Zählung wagen zu können, zumal die Kerne immer über mehrere Schnitte vertheilt, und hierbei die langen Segmente zu oft durchschnitten werden. Auch in den Fig. 23 und 24 abgebildeten Kernen sind dieselben noch ziemlich lang, und es kann deshalb eine Zählung nie ein genaues Resultat ergeben, sondern man muss aus dem Durchschnitt auf die richtige Zahl schliessen. Dass die Segmente verschieden lang erscheinen, hat zum Theil darin seinen Grund, dass die kürzeren nur Stücke eines Segmentes sind, zum Theil aber auch darin, dass sie senkrecht zur Papierfläche verlaufen oder derartig gekrümmt sind, dass ihre wirkliche Länge auf dem Präparat wohl durch verschiedene Einstellung erkannt, aber in der Zeichnung nicht zum Ausdruck gebracht werden kann. Der Aufbau der Fäden aus Körnern tritt immer sehr deutlich hervor. Verschiedene Zählungen ergeben das Resultat, dass 84 Segmente ausgebildet werden. Die Zahlen, die man erhält, sind durchweg etwas höher, dieses kann aber nach dem oben Gesagten nicht auffallen. So haben z. B. die Kerne der Fig. 23 85, Fig. 24 89

und Fig. 25 85 Segmente. Je kürzer sie werden, um so genauer wird naturgemäss auch die Zählung ausfallen. Die Verkürzung geht noch etwas weiter als Fig. 25 sie zeigt, ich habe leider keine für eine Zeichnung geeignete Ansicht der Aequatorialplatte der Furchungsspindel erhalten, kann aber mit Bestimmtheit angeben, dass eine weitere Theilung der 84 Chromosome nicht stattfindet, sondern dass auch in der Spindel diese Zahl vorhanden ist. Die Gestalt der Chromosome ist die kurzer, gekrümmter Stäbchen, wie Fig. 42 von einem späteren Stadium zeigt; es ergibt sich mithin auch hier wie bei vielen anderen Formen, dass die Chromatinmasse in den Reifungsspindeln stärker concentrirt ist als in den übrigen. In Folge der Krümmung ist es schwer zu entscheiden, ob mehr als eine einfache Spaltung vorhanden ist, und auch die früheren Stadien geben keinen Aufschluss, weil die Körner zu klein sind. Die Spaltung habe ich zwar klar bei allen Segmenten erst ziemlich spät (Fig. 25) gesehen, doch manchmal schien auf früheren Stadien schon eine zweireihige Anordnung des Chromatins vorhanden zu sein.

In Bezug auf die Ausbildung der Furchungsspindel kann ich nur angeben, dass der grösste Theil sicher aus dem Kern sich herausbildet. Auffallend stark ausgeprägt war in der fertigen Spindel der Unterschied zwischen dem inneren und äusseren Theil, in welchem die Centrosome mit ihren Fasern lagen (Fig. 33, 59).

Zweiter Modus.

Wenn ich bei der Beantwortung der Frage, welcher Modus am verbreitetsten ist, der erste oder der zweite, das Material, welches ich untersucht habe, in Rechnung ziehe, so muss ich angeben, dass der zweite bei weitem seltener ist als der erste. Nur mit grosser Mühe ist es mir gelungen, überhaupt eine einigermaassen gute Serie aufeinander folgender Stadien zusammenzustellen. Mehrere von den abgebildeten habe ich überhaupt nur einmal angetroffen; man muss allerdings auch berücksichtigen, dass es, da man das Ei nicht orientiren kann, und da immer nur wenige unter den im Uterus befindlichen auf die gleich zu beschreibende Weise sich entwickeln, ein Zufall ist, gewisse Stadien in brauchbarer Ansicht zu erhalten.

Der Ausgangspunkt für diesen Entwicklungsgang muss das

in Fig. 34 dargestellte Stadium sein. Alle Chromosome sind wieder radial gerichtet, wie ich auf mehreren Präparaten, die eine gute Seitenansicht enthielten, erkennen konnte. Sie liegen noch so eng zusammen wie wir sie nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers verlassen haben. Damit ist die zweite Spindel angelegt. Die nächstfolgende Fig. 35 — leider ist der Schnitt schief gegangen — lehrt, dass auch eine Trennung der Tochterplatten erfolgt, aber ausser einigen später zu erwähnenden Fällen, die eine andere Beurtheilung verdienen, habe ich eine völlige Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, ja auch nur eine Erhebung der Spindel über die Oberfläche des Eies wie bei der ersten Theilung nicht beobachtet, vielmehr lassen alle sich hier anschliessenden Bilder mit ziemlicher Sicherheit folgern, dass eine solche auch nicht stattfindet, oder wenn sie doch geschieht, eine normale Entwicklung wahrscheinlich ausgeschlossen ist. Die Tochterplatte, welche den zweiten Richtungskörper liefert, bleibt im Ei und bildet sich ebenso wie die andere zum Kern um (Fig. 36). Hiermit stimmt überein die vom Anfang an vorhandene enge Aneinanderlagerung der beiden Kerne. Die Vorgänge, welche jetzt folgen, sind ganz dieselben, welche ich oben für den einen Kern geschildert habe. Beide Kerne, die meist etwas übereinander liegen, rücken (Fig. 37, 38) gemeinsam gegen das Centrum des Eies, hinter ihnen findet sich ebenfalls wieder die dotterfreie Protoplasmastrasse. Auf einem Stadium, wo die Kerne von der Peripherie schon etwas abgerückt und gewachsen sind, habe ich zum ersten Male Centrosome und zwar zwei beobachtet (Fig. 39). Ob vorher hier auch nur eins vorhanden ist, das durch Theilung die beiden liefert, oder ob sofort zwei auftreten, kann ich nicht entscheiden, weil ich jüngere Stadien vom Centrosom als das in Fig. 39 abgebildete nicht gehabt habe. Da kein Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass der zweite Richtungskörper nicht ausser dem Chromatin auch ein Centrosom hat wie der Schwesterkern, so erscheint die letztere Möglichkeit nicht ausgeschlossen; freilich lassen einige Bilder (Fig. 40, 45), auf welchen die doppelte Strahlung nur Beziehung zu einem Kern zu haben scheint, eher die Deutung zu, dass nur das Centrosom eines Kernes zur Entwicklung kommt. Die Reconstruction der Kerne und damit auch die Ausbildung der Chromosome für die Furchungsspindel scheint nicht immer

in beiden gleichzeitig zu verlaufen; so ist z. B. in Fig. 40 der eine Kern noch in der Ruhe, der andere dagegen schon in der Ausbildung der Segmente begriffen, und das in Fig. 41 abgebildete Stadium kann man als ein etwas älteres von Fig. 40 betrachten, indem hier in dem einen das Gerüstwerk sich erst in längere Fäden zusammengezogen hat, im anderen schon kürzere, gespaltene Segmente vorhanden sind. Noch grösser ist der Unterschied des Alters der beiden Kerne in Fig. 45. Doch dass der Verlauf nicht immer so zu sein braucht, lehrt die Fig. 42, wo beide Kerne auf demselben Stadium sich befinden.

Schon der Kern a der Fig. 41, in dem man 85 Segmente zählen kann, lässt vermuthen, dass die Aequatorialplatte der Furchungsspindel nicht 84, sondern zweimal 84 = 168 Chromosome aufweisen wird. Die Richtigkeit dieser Vermuthung beweist das Stadium Fig. 43, das kurz vor der Bildung der Spindel steht. Durch Austritt von Kernsaft sind die Kernräume schon bedeutend geschrumpft, die Membranen kaum mehr zu erkennen, und deshalb ist auch die Grenze zwischen beiden Kernen nicht mehr so leicht wie früher festzustellen, doch lässt die Vertheilung der Chromosome sowie die Einkerbungen an den Umrissen der Kerne entscheiden, welche von den ersteren zum einen Kern, welche zum anderen gehören. Mit wünschenswerther Genauigkeit ergibt die Zählung für jeden Kern 84, für beide also 168. Sehr interessant ist das letzte Stadium dieser Reihe, welches die Fig. 44 zeigt, besonders wenn man es vergleicht mit dem der Fig. 33, weil daraus hervorgeht, dass genau wie bei befruchteten Eiern die Chromosome beider Kerne bis zum Schluss getrennt bleiben, erst in der Aequatorialplatte zusammengeführt werden.

Nachdem sich ergeben hatte, dass die Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia auf zwei verschiedene Weisen verlaufen kann, und dass in dem einen Fall die Furchungsspindel 84 Chromosome wie die Richtungsspindel erhält, im anderen Falle dagegen 168, die doppelte Zahl, musste naturgemäss die Untersuchung weiter gehen und festzustellen suchen, ob diese Zahlendifferenz auch auf späteren Stadien der Entwicklung sich erhält, und ob es für die letztere gleichgültig ist, auf wie viele Theile das Chromatin vertheilt ist.

Da die Kerne auf den älteren, der Blastula[1]) folgenden Stadien zu klein sind, um eine Zählung der Chromosome ausführen zu können, so konnten für die Lösung der obigen Frage nur die Furchungsstadien in Betracht kommen. Aber auch hier gelang dieselbe nicht in völlig befriedigender Weise. Es glückte unter den vielen Eiern, welche ich durchmusterte, auf verschiedenen Stadien einige aufzufinden, in deren Kernen die Ausbildung der Chromosome so weit fortgeschritten war, dass eine Zählung vorgenommen werden konnte. Die Tafel XI zeigt in A die zwei Kerne der beiden ersten Furchungszellen kurz vor dem Beginn der Ausbildung der nächsten Spindel. In beiden zählt man je 84 Chromosome (oder genauer 92 bezw. 89); in B sind ebenfalls die beiden Kerne eines anderen Eies, das ebenso alt war, abgebildet, aber jeder enthält 168 Chromosome (oder genauer 172 bezw. 178). Die Kerne der Fig. C und D sind älteren Furchungsstadien von 16 bezw. 8 Zellen entnommen. Der eine Kern enthält 84 (oder genauer 88). Der andere 168 (oder genauer 160) Chromosome.

Es ist mir zwar auf diesen späteren Stadien nicht möglich gewesen, in allen Kernen desselben Embryos die Chromosome zu zählen, weil nicht alle genau gleich weit entwickelt waren, etwas längere Segmente aber eine Zählung nicht gestatteten, oder weil die Lage des Kernes keine günstige war, indessen glaube ich, wird die Ansicht, dass alle Kerne eines Eies in Bezug auf die Zahl sich gleich verhalten, kaum auf Widerstand stossen. Eine Stütze erhält sie dadurch, dass die Kerne mit 84 Chromosomen kleiner sind als solche mit 168; hierdurch hat man einen Anhaltspunkt für eine Entscheidung, wenn eine Zählung unmöglich ist.

Hierdurch ist zwar die Thatsache festgestellt, dass auch in den Furchungsstadien die Zahlendifferenz erhalten bleibt, aber es

1) Die Furchung und Keimblätterbildung verläuft ganz so wie bei Branchipus (15). Wie Leydig (38) bereits beobachtete, ist die erstere total äqual und hat zum Endresultat eine Cöloblastula. Das Entoderm entsteht durch polare Einwanderung. Ectoderm- und Entodermzellen sind gleichmässig mit Dotter erfüllt. Wie die in Folge der leichteren Conservirung klareren Bilder erkennen liessen, bleiben nach der Verdrängung der Furchungshöhle durch die Entodermzellen die Zellgrenzen erhalten, gehen also nicht, wie ich für Branchipus angegeben habe, verloren. Ueber die weitere Entwicklung hoffe ich in einer anderen Arbeit ausführlich berichten zu können.

ist noch nicht entschieden, ob beiderlei Ei auch entwicklungsfähig sind. Für die Eier mit 84 Chromosomen möchte ich unbedenklich die Frage bejahen; denn einmal trifft man sie sehr häufig und immer normal, und dann lässt sich auch noch auf dem Blastulastadium zwar nur schätzungsweise, aber doch mit voller Bestimmtheit feststellen, dass keinenfalls mehr wie 84 Chromosome vorhanden sind. Dagegen nicht so entschieden kann die Antwort für die Eier mit 168 Chromosomen lauten. Die Eier sind leider selten, und noch seltener findet man Kerne, die fertige Chromosome haben, mithin kurz vor der Ausbildung der Spindel stehen, welches Stadium allein eine Zählung gestattet. Das eine Ei, bei dem es möglich war und von dem ein Kern in Fig. D abgebildet ist, enthielt neben 3 anderen normalen Kernen noch 2 pluripolare Spindeln, deren Vorhandensein beweist, dass dieses Ei keinen normalen Embryo geliefert hätte. In anderen Eiern hingegen, deren Zellen und Kerne ein völlig normales Aussehen hatten, liess die Grösse der Kerne im Vergleich zu denjenigen der anderen, in demselben Uterus liegenden Eiern mit Sicherheit schliessen, dass sie zu denjenigen gehörten, die 168 Chromosomen in ihren Spindeln haben. Ich möchte daher mich dahin entscheiden, dass in einzelnen Fällen Eier mit 168 Chromosomen entwicklungsfähig sind, in anderen nicht. Die Entwicklungsfähigkeit dürfte von dem Grade abhängen, wie die Einbeziehung des Richtungskörpers gelingt. Die ungleichzeitige Entwicklung und die verschiedene Grösse der beiden Kerne, des Eikerns und des zweiten Richtungskörpers, wie wir sie in einzelnen Fällen kennen gelernt haben, lassen auf Variationen schliessen.

Die auffallende Thatsache, dass die Zahl der Chromosome je nach dem Ablauf der Reifung bei den Eiern von Artemia wechselt zwischen 84 und 168, bestätigt einmal das Gesetz von der Constanz der Zahl der Chromosome, dass nämlich ausser bei den beiden Reifungstheilungen[1]) stets so viele Chromosome sich wieder aus dem ruhenden Kern ausbilden, wie in denselben

1) Da in den meisten Fällen bei Artemia die Zahl der Chromosome nicht nur in den Reifespindeln, sondern auch in den übrigen 84 beträgt, so hat hier und vielleicht überall, wo nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird, das obige Gesetz volle Gültigkeit, erleidet keine Ausnahme.



eingegangen sind, und ferner zeigt sie, dass für die Einleitung einer normalen Entwicklung eines Thieres die Zahl der Chromosome gleichgültig ist, wenn nur die Masse dieselbe ist. Die letztere Behauptung fusst zwar nur auf der Annahme, dass ein jedes der 84 Chromosome doppelt so viel Chromatin enthält als eines der 168. Leider war es mir nicht möglich, trotz vieler Mühe mit Sicherheit zu entscheiden, wie die ersteren gebaut sind, ob auch zweitheilig oder ob viertheilig. Da die Chromosome die Form kurzer, etwas gekrümmter Stäbchen haben, so erhält man so gut wie niemals eine reine Polansicht, welche allein eine sichere Auskunft über die Zusammensetzung geben kann, weil der eventuell vorhandene sternförmige Spalt zwischen den vier Theilstücken durch das untere umgebogene Ende verdeckt werden muss. In einigen Fällen, wo der Schnitt nur den Kopf eines Stäbchens abgeschnitten hatte, man also einen wirklichen Querschnitt vor sich hatte, schien es, als ob vier Stücke vorhanden wären, aber die Verhältnisse sind zu klein, und man sieht zu leicht etwas in derartige Bilder hinein, was man zu sehen wünscht, als dass ich irgendwie bestimmt mich äussern kann. Theoretisch würde ich einen viertheiligen Bau für sehr wahrscheinlich halten. Denn wir sahen, dass bei den Eiern, welche nur einen Richtungskörper bildeten, zweitheilige Chromosome in den Eikern eingingen, und beide Stücke noch durch die Lame intermédiaire verbunden waren. Wenn man annimmt, dass diese Trennung nur in der Theilung der Spindel vor sich gehen kann, so wäre es verständlich, dass bei der Auflösung der Chromosome in Körner und bei deren Vertheilung im Gerüstwerk zum Zweck des Wachsthums und der Spaltung die Körner paarweise verbunden verblieben, und dass sie in dieser Verbindung wachsen und sich spalten und die nun wieder viertheiligen Körner sich allmählich zu grösseren Gruppen und diese zuletzt zu Chromosomen zusammen ordnen würden. Wenn eine Trennung der zwei Theile vor der Reconstruction oder während derselben erfolgte, so wäre schwer zu verstehen, warum dann nicht auch 168 Chromosome sich ausbildeten, wie wir es in den Kernen sahen, die so viele Chromosome besitzen, die entstanden sind durch die Trennung der 84 zweitheiligen bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Da ich die Viertheiligkeit aber nicht mit Sicherheit habe nachweisen können und ebensowenig

die ersten Vorgänge, welche sich bei der Ausbildung der Chromosome abspielen, wegen der Kleinheit der Verhältnisse verfolgen konnte, so ist selbstverständlich, dass das soeben Gesagte nur den Werth einer Vermuthung haben kann.

Neben dem Unterschied in der Zahl der Chromosome fällt ein anderer auf, nämlich derjenige, welcher in Bezug auf das Hervortreten des Centrosoms und der zugehörigen Strahlung bei den Richtungsspindeln und bei dem Eikern und dessen Abkömmlingen besteht. Während bei den ersteren in keinem Falle mit Sicherheit ein Centrosom oder eine Strahlung constatirt, nur aus einigen unklaren Bildern auf das Vorhandensein eines solchen geschlossen werden konnte, tritt es am Eikern und später so deutlich hervor, und die Strahlung ist so scharf ausgeprägt, dass sie schon bei ganz schwacher Vergrösserung in die Augen fallen muss.

Dieser Unterschied ist auch sonst schon beobachtet worden. Ich erinnere hier z. B. an Branchipus (15), die der Artemia sehr nahe verwandte Form, wo ebenfalls bei den Richtungsspindeln nichts Deutliches von einer Strahlung zu erkennen war, beim Spermakern dieselbe aber auffallend stark entwickelt war, ferner an Ascaris megalocephala[1]). Hier „zeigt sich", schreibt Boveri (14), „die auffallende Erscheinung, dass an der Theilungsfigur, durch deren Vermittelung das Ei entsteht, gar keine Centrosome vorhanden sind, so dass also, allem Anscheine nach ein Ei-Centrosoma hier überhaupt fehlt" (p. 415). „Sowohl die erste und zweite Richtungsspindel sind von ganz anderer Beschaffenheit, sie entstehen anders und auch die Theilungsmechanik scheint eine andere zu sein" (p. 469). Später sind bekanntlich bei Ascaris die Centrosome sehr klar zu sehen.

Die mitgetheilten Beobachtungen über Artemia können, wie mir scheint, zur Aufklärung der Frage, ob aus dem Unterschied wirklich auf ein Fehlen des Centrosoms in den Richtungsspindeln und somit auf eine Ungleichheit des Ei- und Spermakerns zu schliessen ist, einen Beitrag liefern, zumal der Vortheil hier der Betrachtung zukommt, dass sie zum Vergleich die Verhält-

1) Ferner hat auch Fick (19a), dessen Arbeit leider erst nach der Fertigstellung der vorliegenden erschien, in den Richtungsspindeln und am Eikern kein Centrosoma gesehen.



nisse von Branchipus, also eines befruchtungsbedürftigen Eies, heranziehen kann, welches ausserdem noch genau nach derselben Methode behandelt ist wie das von Artemia.

Wenn man annimmt, dass das Centrosom ein permanentes Organ wie das Chromatin in der Zelle und nicht eine bald verschwindende, bald wiederkehrende Erscheinung ist, dann muss man meiner Ansicht nach unbedingt das Centrosom, welches am Eikern von Artemia kurz nach seinem Abrücken von der Peripherie sichtbar wird, ableiten von einem solchen der Richtungsspindel, und zwar wird man es suchen in den feinkörnigen, dotterfreien Protoplasmaansammlungen, welche mehr oder weniger deutlich an den Polen der Spindel auf den Präparaten erkennbar waren. Hat man diese bei Artemia so zu deuten, so wird man auch aus den ganz ähnlichen, welche ich bei Branchipus beobachtete, auf das Vorhandensein von Centrosomen schliessen müssen. Es ist auch nicht einzusehen, weshalb diese Theilungen, die doch in allen übrigen Punkten, besonders im Vorhandensein von Spindelfasern, in der Art der Ueberführung der Tochterplatten u. s. w. sich vollständig dem Schema einer mitotischen Theilung anschliessen, in diesem einen Punkte abweichen sollten. Die Annahme eines Fehlens eines Centrosoms, des Theilungsorgans, würde eine völlig verschiedene Theilungsmechanik bedingen, wie Boveri annimmt, und damit diesen beiden Theilungen allerdings eine besondere Stellung neben der anderen zuweisen.

Uebrigens wird von Lebrun (36) neuerdings angegeben, dass er Centrosome bei den Richtungsspindeln von Ascaris gefunden hat.

Der Unterschied in dem Hervortreten des Centrosoms und der Strahlung dürfte wahrscheinlich darin seinen Grund haben, dass die Leistung in beiden Fällen eine ganz andere ist, indem es in dem einen Fall sich um eine Zellknospung handelt, im anderen dagegen um eine Zelltheilung. Bei der Spermatogenese z. B. von Ascaris, wo dieser Unterschied nicht vorhanden ist, finden wir bei den entsprechenden Theilungen das Centrosom und die Strahlung ebenso klar entwickelt wie später.

Muss somit meiner Ueberzeugung nach auch das Vorhandensein eines Centrosoms bei den Richtungsspindeln in allen Fällen unbedingt angenommen werden, so ist damit aber noch nicht die

Frage entschieden, ob das Eikerncentrosoma auch überall bei befruchtungsbedürftigen Eiern ebenso wie bei den parthenogenetisch sich entwickelnden wieder bei der Anlage der Furchungsspindel zur Ausbildung kommt.

Die Beobachtungen Fol's (20) und später Guignard's (23) und Blanc's (7), nach welchen bei Asteracanthion, Lilium und bei der Forelle sowohl das Sperma- wie das Eikerncentrosoma zur Entwicklung kommen, und beide sich vereinigen, könnten zu dem Schluss drängen, dass dieselben für alle Fälle Gültigkeit haben dürften, und lediglich Mangel der Beobachtung und Untersuchungsmethoden die Ursache ist, weshalb man in den meisten bisher untersuchten Eiern das Eikerncentrosoma nicht gesehen hat. Dieser oder ein ähnlicher Schluss ist auch bereits von mehreren Forschern gezogen worden. So lautet z. B. bei O. Hertwig (30, p. 212) einer der „Fundamentalsätze für den Befruchtungsprocess bei Thieren und phanerogamen Pflanzen“ folgendermaassen: „Beim Befruchtungsakt verschmelzen die zwei Theilhälften eines männlichen Centralkörperchens mit den entsprechenden Theilhälften eines weiblichen Centralkörperchens, aus welcher Verschmelzung die zwei Polkörperchen der ersten Kerntheilungsfigur hervorgehen.“ Eine solche Verallgemeinerung der Resultate oben genannter Forscher scheint mir indessen nicht begründet zu sein, wenigstens lassen sich vorläufig noch mehrfache Bedenken dagegen geltend machen.

Das Spermacentrosoma bei Branchipus und das Eikerncentrosoma bei Artemia verhalten sich in allen Vorgängen völlig identisch. Beide werden fast zu derselben Zeit sichtbar, beide theilen sich, und ihre Theilhälften rücken nach den künftigen Spindelpolen auseinander, bevor die Kerne das Centrum des Eies erreicht haben. In vollständigem Gegensatz zu ihnen steht der Eikern von Branchipus, indem er von der Peripherie nach der Mitte des Eies wandert, ohne dass auch nur die geringste Protoplasmaansammlung, die man vielleicht als Strahlung deuten könnte, um ihn bemerkbar ist; hier verharrt er, bis der Spermakern mit seinen Strahlungen und Centrosomen sich ihm nähert, dann lagert er sich ihm an und wird zwischen die beiden Strahlungen aufgenommen. Dieser auffallende Unterschied, der sich z. B. auch bei Ascaris findet, kann nicht dadurch seine Erklärung finden, dass man schlechte Conservirung oder dergleichen angibt, weil

es nicht verständlich wäre, weshalb das Spermacentrosom sich ausgezeichnet deutlich erhält, das Eikerncentrosom dagegen in demselben Ei völlig unsichtbar bleibt, und bei Artemia das letztere wieder so klar ist wie das Spermacentrosom bei Branchipus. Weiter darf man wohl annehmen, dass wenn ein Eikerncentrosom doch zur Entwicklung kommt, die Vereinigung der beiden dann in ähnlicher Weise erfolgt wie bei Asteracanthion, Lilium und bei der Forelle, dass also das Centrosom vorher heranwächst, sich theilt und dann die Hälften mit denen des Spermacentrosoms, das dieselbe Entwicklung durchgemacht hat, verschmelzen. Da aber derartige Processe nach den bisherigen Beobachtungen stets so verlaufen, dass sie nachweisbar sind, fast überall mindestens von einer Strahlung begleitet sind, und da hiervon nichts zu sehen ist, so hat man wohl ein Recht anzunehmen, dass deshalb von einem Eikerncentrosoma nichts zu erkennen ist, weil es nicht zur Entwicklung gekommen ist. Dieser Schluss macht es unmöglich, dass das Centrosom Träger der Erbmasse sein kann, weil das Kind väterliche und mütterliche Eigenschaften ererbt, also auch väterliche und mütterliche Substanzen auf dasselbe übertragen werden müssen. Dass ein Centrosom zu Grunde gehen kann, beweisen die Beobachtungen über das Schicksal überzähliger Spermatozoen und über pluripolare Spindelbildung, in welchen Fällen man anfangs noch Centrosome erkennt, die sich aber in späteren Stadien mehr und mehr verlieren und zuletzt nicht mehr zur Entwicklung kommen oder untergehen.

Somit scheint mir, dass man auf Grund der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen die Frage, in welcher Weise geht die Reduction der Centrosome vor sich, dahin beantworten kann, dass zwei Wege eingeschlagen werden: entweder kommen die Centrosome beider Kerne beim Befruchtungsprocess zur Entwicklung, und dann vereinigen sich die beiden Hälften je eines Centrosoms kurz nach der Theilung, so dass zusammen zwei gebildet werden, von denen jedes die normale Grösse besitzt, oder es kommt nur ein Centrosom, und zwar, wie es scheint, in den meisten Fällen das des Spermakerns, zur Entwicklung, es theilt sich, und jede Hälfte wächst auf die normale Grösse heran wie bei jeder gewöhnlichen Theilung. Es würde hieraus hervorgehen, dass es für die weitere Entwicklung gleichgültig ist,

woher die Centrosome der Furchungsspindel stammen, ob aus einem oder aus zwei verschiedenen. Dass ein einziges ausreichen kann, beweist das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei von Artemia. Eine so grosse Bedeutung, wie man vielfach auf Grund der Fol'schen Beobachtung oder wie sie Boveri dem Centrosom beilegt, scheint mir dasselbe nicht zu haben. Meiner Ansicht nach ist dasselbe weder Träger der Vererbungssubstanz noch spielt es eine besondere Rolle bei der Befruchtung (Boveri); es hat hier keine andere Bedeutung als diejenige, welche es bei jeder Theilung hat, das heisst als Theilungsorgan. Es ist deshalb gleichgültig, ob es vom Spermakern oder vom Eikern oder von beiden geliefert wird, wenn es nur geliefert wird.

II. Abnorme Entwicklung.

Während ich bei meiner Untersuchung der Entwicklung des Eies von Branchipus stets sämmtliche Eier, welche in einem Uterus sich befanden, in normaler Entwicklung angetroffen hatte, oder nur dann vereinzelte unentwickelte, wenn, wie sich zweifellos nachweisen liess, beim Fange die Thiere stark beunruhigt worden waren, und in Folge dessen einige Eier zu spät in den Uterus übergetreten waren, oder sonst eine Beschädigung vorlag, begegnete mir bei Artemia eine ganz auffallend grosse Zahl von abnorm sich entwickelnden Eiern. Schätzungsweise mochte kaum die Hälfte der Thiere, welche ich untersucht habe, nur normale Eier im Uterus tragen, bei den übrigen fand ich eine sehr schwankende Zahl von Eiern, deren Entwicklung nicht normal verlaufen war, und welche auf keinen Fall einen Embryo geliefert hätten. Manchmal waren es nur ein oder zwei Eier unter etwa 40—60, meist waren es mehrere, in vereinzelten Fällen waren dieselben so überwiegend, dass man nur sehr wenige fand, welche sich entwickelt hatten[1]).

1) Auch unter den Artemien, welche von Siebold untersucht hat, scheinen einige gewesen zu sein, die abnorm entwickelte Eier im Uterus hatten. Er berichtet nämlich Folgendes (49, p. 193 ff.): Bei einer Untersuchung einer viviparen Artemia, die drei Embryonen geboren hatte, stellte sich heraus, „dass in dem Sack noch ein toter und zwei lebende Embryonen vorhanden waren, deren abgestreifte sehr dünne,



Der Umstand, dass man in solchen Fällen in demselben Uterus normal und abnorm sich entwickelnde Eier nebeneinander hat, ist für die Beurtheilung von grossem Werth, indem die ersteren uns einen Anhalt geben zu entscheiden, auf welchem Stadium die letzteren sich befinden würden, wenn ihre Entwicklung nicht einen unregelmässigen Verlauf genommen hätte. Schon oben habe ich erwähnt, dass bis zur Abschnürung des ersten Richtungskörpers alle Eier fast genau auf demselben Stadium sich befinden. Von hier ab tritt mitunter dadurch eine Ungleichmässigkeit ein, dass diejenigen wenigen Eier, welche 168 Chromosome haben, meist etwas hinter den übrigen zurück sind, was seinen Grund darin haben dürfte, dass sie auch noch die zweite Richtungstheilung vollzogen haben; aber diese Unregelmässigkeit ist doch weniger bemerkbar. Wenn wir also anders entwickelte Eier treffen, so dürfen wir wohl schliessen, dass die Entwicklung frühestens von dem Ende der Reifung an einen abnormen Gang genommen hat, dass sie also bei normalem Verlauf auf dem Stadium sich befinden würden, welches die anderen Eier zeigen.

Auf diese Weise ist es möglich, mit vollkommener Sicherheit eine Serie von einander folgenden Stadien zu gewinnen und das Schicksal der Eier zu entscheiden.

Hin und wieder trifft man schon Eikerne und Furchungsspindeln, deren Habitus, besonders in Bezug auf den Bau der Chromosome von den früher dargestellten abweicht, indem die Stäbchen etwas verschwommen, nicht scharf begrenzt erscheinen und sich weniger färben; ob aber diese Bilder als abnorm zu beurtheilen sind, kann ich nicht entscheiden, weil die Ursache auch in einem verschiedenen Ausfall der Conservirung liegen kann. Ich beginne deshalb die Darstellung sofort mit einem Ei,

---

wasserhelle Eihäute im zerknitterten Zustande sich zwischen den übrigen Eiern vorfanden. Ein Paar unverletzte Eier enthielten innerhalb der zarten Eihaut ebenfalls noch fertig entwickelte Embryonen, die übrigen von einer zarten Eihaut umgebenen Eier besassen keinen Embryo in ihrem Inneren, sondern liessen durch Pressen zwischen Glasplatten aus der zerrissenen Eihaut eine reichliche Dottermasse hervorquellen, welche aus sehr vielen dicht aneinander klebenden Dotterzellen bestand, von denen eine jede zwischen den Dotterkörnchen einen Kern umschloss, der einem hellen Eiweisströpfchen ähnlich sah".

über dessen Beurtheilung kein Zweifel aufkommen kann, nämlich mit einem zweizelligen Stadium, das im Uebergang zum vierzelligen sich befindet.

Während bei den meisten Eiern, die in demselben Uterus liegen, die erste Furche völlig durchgeschnitten, das Ei in zwei gleich grosse Hälften zerlegt hat, und die Kerne bereits zur neuen Theilung sich vorbereitet haben oder in derselben begriffen sind, sind einige Eier vorhanden, bei welchen die Furche gar nicht oder nur eine verschieden weite Strecke von der Oberfläche in den Dotter eingedrungen ist. Bei dem Ei (Fig. 60) liegt in der Mitte zwischen den Rändern der Furche eine oder richtiger zwei unregelmässig gebaute Kernfiguren. Das Chromatin ist in jeder dreistrahlig angeordnet und nach je drei Seiten sieht man Fasern ausgehen und sich in drei Centren vereinigen, in denen ich aber keine Centrosome erkennen konnte. Um die ganze Figur befindet sich ein ziemlich grosser dotterfreier Protoplasmahof, der sich zu gleichen Theilen auf die zwei unvollständig getrennten Zellen vertheilt.

Es würde zu weit führen und auch ohne grossen Werth für den hier behandelten Gegenstand sein, wollte ich alle Stadien, welche ich gesehen habe, in ausführlicher Weise darstellen. Da die Figur stets auf mehrere Schnitte sich vertheilte, und auch durch Combination der Theilfiguren, besonders später, wo das Bild sehr complicirt wird, ein völlig sicherer Ueberblick nicht zu gewinnen war, so beschränke ich mich hier auf eine kurze Uebersicht über den allgemeinen Verlauf der abnormalen Entwicklung, zumal die Figuren ja klar erkennen lassen, dass die pluripolaren Spindeln mit denjenigen ganz übereinstimmen, welche an günstigeren Objecten von Arnold (1, 2), Schottländer (46), O. und R. Hertwig (29, 32), Henneguy (26), Hansemann (25), Kostanecki (34) u. a. beobachtet worden sind.

Im achtzelligen Stadium (Fig. 61)[1]) sehen wir den Rest der ersten Furche noch, neue sind nicht aufgetreten, dagegen ist die Kernfigur grösser geworden, und die Masse des Chromatins hat zugenommen; die Figur erscheint einheitlicher durch die engere

1) Die Angaben, auf welchem Stadium die Eier sich befinden, beziehen sich natürlich auf die in demselben Uterus liegenden, normal sich entwickelnden Eier, wie oben näher ausgeführt ist.



Verbindung der Aequatorialplatten und der Fasersysteme der Kerne. In Folge der verschiedenen Wirkung der von verschiedenen Seiten die Chromosome fassenden Spindelfasern kommt nicht eine einzige gerade Aequatorialplatte mehr zu Stande, sondern das Chromatin wird in mehreren, aber zusammenhängenden Platten angeordnet. Das in der Fig. 61 dargestellte Bild, welches ein mittleres, grösseres und zwei von dessen Enden ausgehende, eingeknickte Stücke zeigt, ist häufig zu finden.

Verschiedene Zwischenstadien, die ich nicht näher beschreibe, weil sie doch immer ein mehr oder minder ähnliches Bild geben, lassen erkennen, dass aus den meisten pluripolar gebauten Spindeln, besonders in etwas älteren Stadien, nicht mehrere Kerne hervorgehen, sondern nur ein einziger grosser, der mit jedem Stadium wächst. Nach der Aehnlichkeit mit normalen Bildern zu urtheilen, findet nach der Spindelbildung, vielleicht auch erst, nachdem ein Versuch der Trennung der Tochterplatten gemacht ist, eine Vertheilung der Chromatinkörner in einer Kernvacuole oder in mehreren, dann aber meist zusammenhängenden statt; man findet vollständige Ruhestadien. Es folgt die Ausbildung der Chromosome für die nächste Theilung; so zeigt z. B. Fig. 63 einen Kern (eines etwa 32zelligen Stadiums) mit zahllosen kurzen, gekrümmten Stäbchen kurz vor der Ausbildung einer neuen Spindel. Da der Kern mit jeder Theilung in Bezug auf seinen Umfang und seine Chromatinmasse wächst, so folgt daraus, dass auch hier das Ruhestadium wie gewöhnlich die Bedeutung hat, Wachsthum und Spaltung des Chromatins zu ermöglichen. Dass allerdings die wieder sich ausbildenden Chromosome normal beschaffen sind, möchte ich bestreiten. Ich habe viele Kerne, die kurz vor der Anordnung der Chromosome in der Aequatorialplatte standen, mit starken Vergrösserungen durchmustert, um eventuell eine Zählung zu versuchen und den Bau festzustellen, aber der Versuch scheiterte stets an der ungleichmässigen, abnormen Form derselben. Während einige die Gestalt von Stäbchen, die aber in demselben Kern verschieden lang waren, hatten, waren andere zu mehreren zu einem Faden verknüpft; bei allen erschienen die Ränder nicht scharf abgesetzt, die Färbung war keine distinkte, sondern diffus. Oft liess sich auch eine helle Linie in denselben erkennen, die wohl mit einer Spaltung zusammenhängen dürfte, aber dieselbe ging nicht con-

tinuirlich durch das ganze Stäbchen oder den langen Faden, sondern überall fand man zwischen den beiden Hälften noch kleine, aber klar genug hervortretende chromatische Querbrücken (Fig. 64), so dass z. B. das lange Chromatinband, welche Form die Aequatorialplatte hatte, wie durchlöchert erschien. Es ist mir deshalb zweifelhaft, ob die Theilung über den Versuch einer Trennung der Tochterplatten hinauskommt.

Je weiter die Furchung an den normalen Eiern fortschreitet, um so complicirter werden die Kernfiguren in den abnormen, indem das Chromatin in immer zahlreicheren Aequatorialplatten vertheilt, diese in mannigfachster Art, meist sternförmig (Fig. 62), angeordnet werden, und die Fasersysteme an Zahl zunehmen. Doch schon wenn man sich dem Endstadium der Furchung, der Blastula, nähert, werden pluripolare und überhaupt Spindeln in den abnormen Eiern seltener.

An Stelle der noch ziemlich regelmässig zusammengesetzten Aequatorialplatten und der deutlichen Fasersysteme, treten Figuren auf, in denen das Chromatin zum Theil in Körnern zerstreut liegt, und die jeglichen regelmässigen Bau vermissen lassen, so dass man sie kaum noch als Spindeln bezeichnen darf. Dagegen werden ruhende Kerne von grossen Dimensionen, welche deshalb besser Riesenkerne genannt werden, häufiger. Offenbar ist das Theilungsvermögen verloren gegangen, und eine Ausbildung der Spindel unmöglich, sei es, weil das Chromatin so massenhaft geworden ist, dass eine Ausbildung und Anordnung der Chromosome nicht mehr bewirkt werden kann, oder weil die Centrosome, bezw. Spindelfasern zu Grunde gehen. Die Riesenkerne zeichnen sich immer durch die intensive blauschwarze Färbung auf den Präparaten aus, welche darin ihren Grund hat, dass die Vacuole mit dicht gedrängten, grossen nnd kleinen Chromatinkörnern vollständig erfüllt ist. Die Lage solcher Riesenkerne kann wechseln, bald findet man ihn im Centrum, bald mehr der Peripherie des Eies genähert (Fig. 65, 67). Wie ein Vergleich älterer, kurz vor dem Naupliusstadium stehender Eier mit jüngeren zeigt, dauert das Wachsthum des Chromatins immer noch fort. In einzelnen Fällen (Fig. 66) konnte ich auch zwei Riesenkerne finden, die vielleicht ihre Entstehung einer in den ersten Stadien der Furchung wirklich erfolgten Theilung einer

Spindel und einer dann folgenden selbstständigen Ausbildung eines jeden Kernes zu einem Riesenkern verdanken.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass man die Riesenkerne nicht nur in Subitan-, sondern auch in Dauereiern findet (Fig. 67).

Neben dem im Vorigen skizzirten Entwicklungsgang lässt sich noch ein anderer verfolgen.

Die folgenden Fälle zeigen noch geringe Abweichungen und dürften sich dem ersteren noch einfügen lassen. Es braucht nämlich nicht immer nach dem Spindelstadium das Chromatin nur in einer Vacuole sich zu vertheilen, sondern es kann sich jede Platte der pluripolaren Spindel zu einem Kern ausbilden, so dass viele Kerne um ein gemeinsames Centrum gruppirt werden und ein mehr traubenförmiges Gebilde entsteht (Fig. 68) oder es kann, allerdings selten, auch eine reihenförmige Anordnung der Kerne vorkommen (Fig. 69). In anderen Eiern fand ich Strahlungen mit Centrosomen ganz isolirt, unabhängig vom Chromatin (z. B. Fig. 70).

Bedeutender aber ist die Abweichung in folgenden Fällen, und sie verdienen eine besondere Betrachtung. Während allen oben besprochenen Eiern das Gemeinsame zukommt, dass keine Zelltheilung erfolgt ist, ist dieses bei den folgenden in mehr oder minder hohem Grade der Fall.

Ganz vereinzelt habe ich Eier getroffen, welche im Anfang ziemlich normal sich abgefurcht hatten (Fig. 71). Das Ei setzt sich aus mehreren, wenn auch ungleich grossen Zellen zusammen; ein Theil von ihnen hatte etwa die Grösse der Zellen eines achtzelligen Stadiums, eine dagegen war bedeutend grösser, und in ihr lag eine Kernfigur, welche durch ihren Bau deutlich zeigte, dass sie durch Verschmelzung mehrerer Kerne entstanden ist. Dass die Furchung hier völlig regelmässig verlaufen ist, das heisst also, dass das Ei zuerst in zwei, dann in vier gleich grosse Zellen sich getheilt hat, und dann erst bei der nächsten Theilung die Entwicklung in einer, bezw. zwei benachbarten Zellen einen abnormen Verlauf eingeschlagen hat, möchte ich bezweifeln. Mir ist wahrscheinlicher, dass die erste Furche nicht vollzogen ist, dass aber die zwei ersten Kerne sich getrennt haben und dass der eine sich regulär weiter getheilt und seine Abkömmlinge dann einen Theil des Eies abgefurcht haben, der andere dagegen ab-

norm sich weiter entwickelt hat. Hierfür spricht, dass in dem Ei ausser der abnormen Kernfigur nur noch 4 Kerne zu zählen sind.

Wie gesagt, sind derartige Fälle sehr selten; in allen übrigen Eiern war durch später erfolgende unregelmässige Zerklüftung und Abfurchung nur eines Theiles das Ei in eine verschiedene Zahl von Zellen zerlegt worden. Es scheint, dass hier die ersten Furchungskerne im ungetheilten Dotter sich vertheilt und später zum Theil die ihnen anliegende Masse abgegrenzt haben, zum Theil scheinen einige Kerne auch in kleine Körner zerfallen zu sein (Fig. 74, 75), zum Theil zur Bildung eines Riesenkernes sich vereinigt zu haben. Leider war es mir, weil ich über die ganze spätere normal verlaufende Entwicklung noch nicht völlige Klarheit gewonnen habe, nicht möglich zu constatiren, ob aus den getrennten Zellen sich bestimmte Organe und welche entwickeln. Zuweilen zeigen sich Zellen derart regelmässig zusammengeordnet, wie in einem normalen Ei. In Figur 72 zum Beispiel ist das Ectoderm, allerdings nur auf der einen Seite, entwickelt, während alles Chromatin der das Uebrige liefernden Kerne in einem Riesenkerne vereinigt liegt. Im Ei der Fig. 74 ist ein noch grösserer Theil des Ectoderms ausgebildet, daneben ist das Mesoderm durch Körner vertreten. Der Rest des Ectoderms und das völlig fehlende Entoderm dürfte wohl in den vielen grossen Chromatinkörnern an dem einem Ende des Eies zu suchen sein. Die letzte Figur 75 endlich stellt ein Ei dar, dessen Entoderm gut ausgebildet ist, vom Ectoderm etwa ebenso viel wie in dem zuletzt besprochenen Ei; dort aber, wo das Mesoderm sein sollte, liegen zum Theil Kerne, zum Theile viele kleine Chromatinkörner.

Derartige Eier liessen sich auch auf noch älteren Stadien nachweisen, aber in allen, selbst wenn sie deutlich Organe des Nauplius entwickelt zu haben schienen, war immer nur ein Theil abgefurcht, ein anderer von der Entwicklung völlig unberührt geblieben.

III.

Die Beurtheilung der abnormen Bilder wird wesentlich von der Entscheidung der Frage abhängen, ob die Ursachen für die abnorme Entwicklung in zufälligen, ungünstigen Lebensbedingun-

gen wie z. B. die Echinodermeneier im Frühjahr 1887 in der Adria durch den kalten Nachwinter geschädigt wurden (O. Hertwig 29), oder in anderen äusseren Verhältnissen zu suchen sind oder ob sie in der inneren Organisation des Eies selbst liegen, und in einem Zusammenhang mit der parthenogenetischen Entwicklung stehen. Im ersteren Falle würden wir den Beobachtungen nur denselben Werth beimessen wie allen übrigen bisher gemachten über abnorme Entwicklung, im letzteren dagegen könnten wir hoffen, einen Schritt weiter vorwärts zu thun in der Lösung der Fragen, unter welchen Bedingungen ist eine Entwicklung eines Eies ohne Befruchtung überhaupt möglich, und in welcher Weise hat sich Parthenogenese ausgebildet.

Die erstere Möglichkeit möchte ich auf Grund folgender Erwägungen völlig ausschliessen. Die Lebensbedingungen, welche die Artemia in der Saline hat, sind im Grossen und Ganzen während der Zeit ihres Betriebes die gleichen; selbst starke Regengüsse, die auch im Anfang der Zeit, wo ich sammelte, zuweilen vorkamen, können dem Thier nicht schaden, weil dasselbe alsdann sich solange in die tieferen salzreicheren Schichten der kleinen Löcher an den Ecken jeder Saline, in denen sie lebt, zurückzieht, bis durch die in Folge der grossen Hitze rasch vor sich gehende Verdunstung der normale Salzgehalt im ganzen Bassin wieder hergestellt ist. Aber selbst wenn derartige zufällige, schädliche Bedingungen eintreten würden, so würde man wohl eher erwarten dürfen, dass die ganzen Thiere hiervon getroffen würden und nicht nur die im Uterus liegende Brut, oder dass wenn die Eier geschädigt werden sollten, alle Eier und nicht nur einzelne abnorm sich entwickeln würden. Ferner waren alle Thiere, welche ich erhalten habe, stets erst an demselben Morgen in aller Frühe gefangen worden und kamen völlig frisch in meine Hände. Die Menge von Nauplien und anderen Larven sowie die kräftige Eierproduktion seitens aller erwachsenen Weibchen beweisen zur Genüge, dass die Thiere nicht krank waren. Da dieselben noch an demselben Tage getödtet wurden, so ist die Vermuthung, das Leben im Aquarium könnte einen schädigenden Einfluss auf die Entwicklung gehabt haben, nicht begründet. Am entscheidendsten ist mir aber die Thatsache, dass die abnorme Entwicklung bei den einzelnen Eiern nicht auf irgend einem beliebigen, stets verschiedenen Stadium begonnen hat, wie man bei einer Schädigung

durch zufälliges Eintreten ungünstiger Lebensbedingungen erwarten sollte, sondern dass der Anfang derselben bei allen Eiern in dieselbe Zeit fällt, nämlich in die Zeit, wo die Entwicklung des Eies beginnt.

In dieser Auffassung der abnormen Bilder muss man bestärkt werden, wenn man die Beobachtungen, welche man bisher über die Entwicklung von Thieren, bei welchen die Parthenogenese nicht regelmässig, sondern wie bei Artemia nur exceptionell auftritt, mit den meinigen vergleicht. Es wird genügen, einige am besten beglaubigte Fälle herauszuwählen, und zwar diejenigen von Bombyx mori, Liparis dispar und Aglia tau.

Von den zahlreichen Angaben über den Seidenspinner greife ich nur folgende heraus, die von von Siebold (47) nnd Leukart (37) gegeben worden sind.

Der letztere erhielt von Gundelach „eine Anzahl Seidenspinnereier, die mit vielen anderen nach 24 stündigem Zögern von einem unbefruchteten Seidenschmetterling abgelegt waren. Gundelach, der den Rest behielt, gab später an, dass seine Eier unverändert geblieben seien, allein mit den mir übergebenen Eiern verhielt es sich anders. Vielleicht der vierte Theil derselben durchlief in den folgenden Wochen jenen eigenthümlichen Farbenwechsel, der schon seit lange als charakteristisches Zeichen der beginnenden Embryonalentwicklung bekannt ist. Zu einer vollständigen Entwicklung des Embryo brachten es übrigens nur einige wenige Eier und auch bei diesen kam es nicht bis zum Ausschlüpfen der Räupchen. Trotz des Farbenwechsels verschrumpften die Eier gegen Ende des Winters ebenso, wie es die übrigen gelb gebliebenen Eier schon früher gethan hatten. Die zwei oder drei am weitesten entwickelten Eier enthielten ein zusammengetrocknetes, doch bereits deutlich erkennbares Räupchen. Diese Beobachtung war mir um so interessanter, als ich aus einer älteren Mittheilung von Herold entnehmen durfte, dass solche Fälle eines frühzeitigen Absterbens bei unbefruchteten Seidenspinnereiern eben nicht selten sind und jedenfalls viel häufiger vorkommen, als bei befruchteten“ (p. 50).

Zu einem ganz ähnlichen Resultat führten die Versuche von Siebold's und Schmid's. Ueber des letzteren Versuche berichtet von Siebold (l. c. p. 133): „Was die Zahl der lebensfähigen Eier betrifft, welche Schmid von 24 unbefruchteten

Seidenspinnern erhalten, so bemerkte derselbe, dass keiner dieser unbefruchteten Schmetterlinge lauter lebensfähige Eier legte, sondern dass von einem und demselben Individuum hintereinander unregelmässig wechselnd bald lebensfähige, bald nicht lebensfähige Eier gelegt wurden, indem nach 4 oder 10 oder 15 lebensfähigen Eiern gleich wieder ebenso viele oder mehr oder weniger Eier ohne Lebensfähigkeit gezählt werden konnten; zuweilen wurden ganze Haufen von Eiern gelegt, unter denen nur 1, 2, 3 oder 4 lebensfähige Eier zu bemerken waren.“

Weismann (57) hat „in Gemeinschaft mit Ischikawa verschiedene Schmetterlingseier, welche unbefruchtet geblieben waren, auf ihre Entwicklungsfähigkeit untersucht und konnte beobachten, dass in der That einzelne Eier in die Embryogenese eintreten, dass von diesen aber die meisten auf einem früheren oder späteren Stadium stehen bleiben und nur ganz wenige es bis zur vollen Ausbildung des Räupchens bringen. So erhielten wir von vielen (etwa 100) unbefruchteten Eiern von Aglia Tau nur ein völlig ausgebildetes Räupchen, viele Eier schrumpften nach einigen Tagen, andere aber blieben prall, und diese zeigten dann meist eine grössere Anzahl von Blastodermzellen im Dotter, entwickelten sich sehr langsam und wohl auch unregelmässig weiter und hielten sich so einen ganzen Monat lang, bis auch sie schrumpften und zu Grunde gingen“ (p. 104).

Ueber die Parthenogese von Liparis dispar liegt mir leider nur eine Angabe vor, welche Genaueres über die Zahl der entwickelten und unentwickelten Eier enthält, nämlich die von Bock's (11). Von einer grossen Anzahl von unbefruchteten Eiern, die von zwei Weibchen abgelegt waren, waren nur 20—25 ausgekommen.

Die mitgetheilten Beobachtungen zeigen also dieselbe auffallende Erscheinung wie die meinigen über Artemia, dass nämlich, wenn eine Befruchtung nicht stattfand, nur ein Theil der abgelegten Eier sich normal entwickelte, bei den übrigen dagegen entweder der Beginn der Entwicklung überhaupt nicht constatirt werden konnte oder dass sie verschieden weit fortzuschreiten schien, aber nicht beendet wurde. Diese Uebereinstimmung zwischen Thieren, bei welchen die Parthenogenese nur exceptionell auftritt, muss uns einmal in der Ansicht bestärken, dass die Ursache der Nichtentwicklung nicht in einer zufälligen, ungünstigen

Aenderung der Lebensbedingungen zu suchen ist, sondern in Verhältnissen, welche mit dem Ausbleiben der Befruchtung in einem Zusammenhang stehen, und ferner lässt sie vermuthen, dass weil das Resultat ein gleiches ist, auch die Ursache in allen diesen Fällen dieselbe sein wird. Die zu beantwortende Frage kann deshalb schärfer in der Weise gefasst werden: lassen sich morphologische Vorgänge nachweisen, welche nur bei einigen Eiern, nicht bei allen auftreten oder welche bei den einen anders als bei anderen verlaufen? Da wir gesehen haben, dass bis zur beendeten Abschnürung des ersten Richtungskörpers kein Ei Unterschiede aufweist, alle sich gleichmässig verhalten sowohl was die Zeit wie den Verlauf der Processe betrifft, und da wir andererseits mit ziemlicher Bestimmtheit feststellen konnten, dass fast in allen Fällen die abnorme Entwicklung bereits mit dem Zeitpunkte, wo die erste Furche aufzutreten pflegt, ihren Anfang nahm, so ist das Gebiet, in dem sich obige, vermuthete Vorgänge abspielen könnten, sehr eng begrenzt, es liegt nämlich zwischen dem Zeitpunkt der beendeten Abschnürung des ersten Richtungskörpers und der Bildung der Furchungsspindel. Wie die Untersuchung gelehrt hat, wird entweder nur ein einziger Richtungskörper gebildet und abgeschnürt, oder es wird auch der zweite gebildet, aber nicht aus dem Ei entfernt, sondern in demselben zurückbehalten, und er wandelt sich zum Kern um und fügt sein Chromatin zu dem des Eikerns in der Furchungsspindel. Die Bedeutung dieser Abweichungen von einer normalen Reifung eines befruchtungsbedürftigen Eies wird ohne weiteres darin zu sehen sein, dass das Ei von Artemia dieselbe Chromatinmasse erhalten soll wie ein befruchtungsbedürftiges; besonders das Schicksal des zweiten Richtungskörpers drängt nothwendig zu dem Schluss, dass er die Chromatinmenge, die dem Ei durch das Ausbleiben des Spermakerns fehlt, ersetzen soll. Da wir in beiden Fällen mit ziemlicher Sicherheit feststellen konnten, dass derartig reifende Eier entwicklungsfähig sind, so liegt es nahe für die abnorme Entwicklung vieler Eier die Ursache darin zu suchen, dass sie nicht die nothwendige Chromatinmasse besitzen und zwar, dass ihnen diese genommen ist dadurch, dass der zweite Richtungskörper nicht nur gebildet, sondern auch abgeschnürt ist, und ein Ersatz seines Chromatins nicht stattgefunden hat.

Einen Beweis für diese Annahme durch Beobachtungen zu

bringen, ist leider mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, weil man zu sehr dem Zufall überlassen ist. Selbst wenn es gelänge, Eier zu finden, die im Begriff sind, den zweiten Richtungskörper abzuschnüren und derart günstig orientirt sind, dass man von diesem Vorgange ein klares Bild gewinnt, so würde damit doch nicht der volle Beweis erbracht sein, dass dieses Ei sich auch wirklich abnorm entwickelt hätte. Andererseits ist es wieder schwer, an Eiern, die sich abnorm entwickeln, noch den zweiten Richtungskörper aufzufinden, weil er, wie man aus dem Schicksal des ersten und aus den Beobachtungen bei Branchipus wohl ohne Weiteres schliessen darf, von der Abschnürungsstelle entfernt wird, und das Auffinden am Ei nicht so einfach ist, und man selbst dann nicht sicher ist, dass man auch wirklich den zweiten und nicht etwa den ersten, der, wie wir wissen, in einzelnen Fällen auch erst nach der Bildung der Dotterhaut abgeschnürt werden kann, vor sich hat. Ich habe derartige Gebilde, welche meiner Ueberzeugung nach nur zweite Richtungskörper waren, häufiger an solchen Eiern aufgefunden, aber ich muss die Möglichkeit, dass es auch erste sein können, zugestehen. Ebenso ist es möglich, dass die Bilder wie z. B. Fig. 46 eins zeigt, hierher gehören; auf ihnen erscheint nämlich die im Ei verbliebene Tochterplatte des ersten Richtungskörpers breiter als in den meisten Fällen, besonders sind die Chromosome nicht so eng zusammengedrängt, wodurch sie ganz das Aussehen gewann wie eine solche von Branchipus, die sich zur zweiten Spindel vorbereitet. Vielleicht ist sie ähnlich zu deuten, dass also hier die Bildung und Abschnürung des zweiten Richtungskörpers so vor sich gehen wird wie bei einem befruchtungsbedürftigen Ei.

Einige Fälle sind mir aber zur Beobachtung gekommen, deren Beurtheilung keinem Widerspruch begegnen wird und welche die oben gemachte Annahme wesentlich stützen werden. Die Fig. 47 zeigt ein Ei, das in der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers begriffen ist. Ein Vergleich mit den Figuren auf Tafel VIII dürfte genügen, um den Einwand, es möchte der erste sein, zurückzuweisen. Ausserdem lehren die übrigen, in demselben Uterus liegenden Eier, dass das Stadium der Bildung des ersten Richtungskörpers bereits lange überschritten ist, indem der Eikern sich nicht nur ausgebildet hat, sondern auch schon eine Strecke weit von der Peripherie abgerückt ist.

Die Fig. 48—50 führen drei sehr interessante Fälle vor. Hier ist das Ei bemüht, den zweiten Richtungskörper, welcher fast abgeschnürt worden ist, wieder einzubeziehen, und, wie man sieht, ist der Versuch verschieden weit vorgeschritten. Ob hierbei allerdings das Ei oder der Richtungskörper der aktive Theil ist, möge vorläufig dahin gestellt sein bleiben. In allen drei Fällen sehen wir die im Ei verbliebene Hälfte der zweiten Richtungsspindel bereits zum Eikern umgewandelt; das Chromatin hat sich schon in einem feinen Netzwerk von Linin gleichmässig vertheilt. Ausser dem Eikern finden wir noch einen zweiten Kern, der auch bereits ein feines Chromatingerüst zeigt; derselbe liegt in Fig. 49 und 50 dem ersteren dicht angeschmiegt, in Fig. 48 dagegen etwas von ihm entfernt, aber durch eine achromatische, faserige Brücke (s) verbunden mit demselben. Nach der Eiperipherie zu geht von allen diesen drei Kernen ein kanalartiger Fortsatz aus und mündet hier in einen bei den drei Eiern verschieden grossen chromatinhaltigen Körper. In Fig. 48 und 49 liegt der letztere frei; er erscheint nackt, in der Fig. 49 auch noch in zwei Stücke getheilt oder vielleicht nur eingeschnürt, dagegen ist er in Fig. 50 von einer unregelmässig begrenzten Protoplasmamenge eingeschlossen. Der Kanal selbst tritt in den ersten zwei Eiern weniger scharf hervor als in Fig. 50, was darin seinen Grund hat, dass hier derselbe mit Chromatinkörnern dicht erfüllt ist.

Die Deutung, die man diesen Bildern geben kann, muss meiner Ansicht nach die oben angegebene sein, dass also die drei Eier den zweiten Richtungskörper nicht nur gebildet, sondern auch fast abgeschnürt haben, nun aber wieder versuchen, ihn wieder in das Ei zurückzuziehen. Wenn man den Strang s in Fig. 48 als den Rest der Verbindungsfasern der zweiten Richtungsspindel auffassen könnte, so würde der ganze Process der Einbeziehung verständlich erscheinen, da die Annahme, dass der Richtungskörper selbstständig wieder einwandert, wohl ausgeschlossen werden kann. Wir könnten dann schliessen, dass wie bei den Eiern, die nach dem zweiten Modus reifen, die Trennung der Tochterplatten erfolgt ist, nun aber, bevor die völlige Abschnürung geschieht, die im Ei bleibende Hälfte zum Eikern sich umzuwandeln und in die Tiefe von der Peripherie fortzurücken beginnt und hierdurch die andere Hälfte, mit der sie noch in Verbindung geblieben ist, nach sich zieht. In den Fällen der

Fig. 48—50 wäre die Abschnürung nur einen ziemlich grossen Schritt weiter erfolgt als gewöhnlich, indem hier der Richtungskörper schon aus dem Ei ausgetreten ist. Ob diese Eier entwicklungsfähig gewesen wären, möchte ich bestreiten, da entweder die Einbeziehung der chromatischen Substanz nicht vollständig glückt, wie es z. B. Fig. 49 vermuthen lässt, oder dieselbe sich ungleichmässig entwickelt, indem ein Theil, der in der Kernvacuole bereits befindliche, schon in einem Gerüst vertheilt ist, also wachsen kann, während der andere noch unverändert ausserhalb des Eies liegt, und da ferner die starke diffuse Färbung des Kernsaftes der Kerne in Fig. 49 und 50 auf eine pathologische Veränderung deutet.

Eine Erwähnung verdient noch die Protoplasmamasse, welche in Fig. 50 das ausserhalb des Eies liegende Chromatin einschliesst, weil sie eine auffallende Uebereinstimmung mit der bei anderen Eiern beobachteten (s. o.) zeigt. Da sie unzweifelhaft zum zweiten Richtungskörper gehört, und da die früher beobachtete auch zu dieser Zeit zuerst gefunden wurde, nämlich nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers und vor Bildung des Eikerns, so kann man an einen Zusammenhang denken und zwar in der Weise, dass bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Zelltheilung noch erfolgt, aber die Tochterplatte nicht übergeführt wird, sondern im Ei zurückbehalten wird. Dadurch könnte die räthselhafte Bildung vielleicht eine Erklärung finden[1]).

Aehnliche Beobachtungen über die Umwandlung des zweiten Richtungskörpers zu einem Kern sind von Boveri (12, 1 u. 3) und O. Hertwig (29) bei Ascaris, Pterotrachea und Asteracanthion gemacht worden, also bei Thieren, wo eine parthenogenetische Entwicklung bisher gar nicht oder nur einmal beobachtet wurde. Sie constatirten, dass der erste Richtungskörper abgeschnürt worden war, der zweite gebildet, aber im Ei zurückge-

1) Sollte die obige Deutung richtig sein, so müsste man die Fig. 34, welche ich als das Stadium der fertigen zweiten Spindel bezeichnet habe, insofern anders beurtheilen, als die Bildung des Protoplasmahügels, die hier schon erfolgt ist oder erfolgt, bereits das Ende der zweiten Theilung anzeigen würde. Doch dürfte es nicht zweifelhaft sein, dass ein ähnliches Stadium, wie das in Fig. 34 dargestellte, unbedingt in die Reihe der Eier hineingehört, welche nach dem zweiten Modus reifen.



halten wurde und hier wie die andere Tochterplatte zum Kern sich umgewandelt hatte.

Zur weiteren Stütze der vorgetragenen Hypothese mögen endlich noch einige Angaben über das Schicksal von Kernen, welche nur mit halber Chromatinmasse ausgerüstet sind, hinzugefügt werden. Die betreffenden Beobachtungen beziehen sich auf Polyspermie bei Echinodermeneiern (O. u. R. Hertwig 29, 32) und bei Selachiereiern (Rückert 43). In beiden Fällen wurden pluripolare Mitosen, complicirte Kerntheilungsfiguren und Riesenkerne beobachtet. „Bemerkenswerth erscheint", schreibt Rückert, „dass die reducirten Merocytenkerne von Torpedo", welche er als Abkömmlinge von Spermaköpfen nachgewiesen hat, „schon während und unmittelbar nach ihrem Austritt aus der Keimscheibe theilweise die Neigung zeigen, sich mit einander zu vereinigen, was im Anschluss an vollzogene Theilungen zu geschehen scheint. Es bilden sich auf diese Weise schon frühzeitig vereinzelte pluripolare Mitosen aus, deren einzelne Abtheilungen übrigens die verringerte Zahl der Chromosomen erkennen lassen. Auch eine Verbindung der chromatischen Theile der Kernfigur kann dabei zu Stande kommen. Vielleicht entstehen die Riesenkerne, welche in späteren Stadien in grosser Zahl im Dotter sich finden, durch solche Verschmelzungen und nicht allein durch aussergewöhnliches Wachsthum der Kerne."

Wenn man nun auch anerkennen wird, dass die Beurtheilung der mitgetheilten Beobachtungen über Artemia und ferner derjenigen, welche über Eier, welche nicht regelmässig, sondern nur facultativ parthenogenetisch sich entwickeln, vorhanden sind, und anderer, welche die Frage berühren, eine richtige und die hierauf fussende Hypothese eine begründete ist, so wird man dieses wahrscheinlich nur für bestimmte Fälle zugestehen und zum Beweise, dass eine Verallgemeinerung unzulässig ist, auf die Beobachtungen Blochmann's und Platner's hinweisen, welche zu beweisen scheinen, dass eine normale Entwicklung eines Eies auch mit halber Chromatinmasse möglich ist, indem sie nämlich beobachteten, dass bei den parthenogenetischen Eiern von Apis (10) und Liparis (42) zwei Richtungskörper abgeschnürt werden.

Würden sie in der That diesen Nachweis enthalten, so würde meiner Ansicht nach der Hypothese jeder Boden entzogen werden.

Ich bin erstaunt gewesen darüber, dass man diese Angaben ohne jede weitere Kritik als beweisend hingenommen hat und zur Erklärung dieser Ausnahmen zu sehr künstlichen Hilfshypothesen gegriffen hat. So lange sich gegen die Beobachtungen wichtige Bedenken äussern lassen, so lange scheint es mir unnöthig zu sein, die sonst gut begründete Hypothese fallen zu lassen.

Dass bei Liparis, wenn das Ei nicht befruchtet wird, zwei Richtungskörper gebildet werden können, darüber kann nach den bestimmten Angaben Platner's nicht der geringste Zweifel aufkommen. Denn er sagt: „Die beiden Tochterplatten der ersten Richtungsspindel gehen direkt in neue Spindeln über, ohne dass also ein Ruhestadium dazwischen eingeschaltet wäre. Diese beiden Spindeln liegen hintereinander senkrecht auf die Oberfläche orientirt. Die innere stellt die zweite Richtungsspindel dar; ihre Theilung schreitet rascher vor als die der äusseren Spindel, so dass sie ihr Ende nahezu erreicht hat, ehe die Metakinese der letzteren beginnt.“ „Von den aus der doppelten Theilung entstandenen vier Kernen treten die drei äusseren an die Peripherie — Richtungskerne —, der vierte innere — weiblicher Pronucleus — rückt nach dem Spermakern hin, um mit diesem zu kopuliren, oder in den parthenogenetischen Eiern an die diesem entsprechende Stelle unter dem animalen Pol. Die Wanderung des weiblichen Pronucleus ist also nicht von der Gegenwart des Spermakerns abhängig.“

Hat Platner somit bewiesen, dass das parthenogenetische Ei von Liparis dispar zwei Richtungskörper abschnüren kann, so ist damit aber durchaus noch nicht entschieden, dass derartige Eier auch entwicklungsfähig gewesen sind. Liparis gehört zu den Thieren, welche nur exceptionell parthenogenetisch sind. Aus den Angaben von von Bock wissen wir, dass bei Liparis nur ein Theil der Eier sich entwickelt, ein anderer nicht, falls die Befruchtung ausbleibt. Platner äussert sich hierüber leider nicht, doch lässt seine Angabe über die Lage der ersten Furchungsspindel bei parthenogenetischen Eiern auf einen unregelmässigen Verlauf der Entwicklung in vielen Fällen schliessen. Sie lautet: „Die erste Furchungsspindel steht in den befruchteten

Eiern parallel zur Eiaxe, senkrecht auf die Kopulationsrichtung. Die gleiche Lage hat sie in den parthenogenetischen Eiern, jedoch kommen hier Abweichungen häufiger und in beträchtlicherem Maasse vor.“ Der einfache Befund von zwei Richtungskörpern gibt meiner Ansicht nach noch kein Recht zu dem Schluss, dass immer zwei abgeschnürt werden. Es wäre dasselbe, wollte ich im Hinblick auf die Bilder (Fig. 34, 35, 47) dieselbe Angabe für Artemia machen, die sicher falsch wäre. Und weiter muss man bedenken, dass in den Fällen, wo der erste Richtungskörper allein abgeschnürt wird, die erste Spindel nicht anders aussehen dürfte als bei befruchtungsbedürftigen Eiern, und dass ferner die wenigstens oft eintretende Verschmelzung der Richtungskörper zu einer Masse auch nicht immer gestatten wird, ob in diesen Fällen drei verschmolzen sind oder nur die zwei Theile des ersten. Kurz vorläufig scheint mir noch nicht entschieden zu sein, dass stets bei Liparis das parthenogenetische Ei zwei Richtungskörper abschnürt. Hierfür scheint mir die Untersuchung eines weit grösseren Materials und die Feststellung des Baues und der Zahl der Chromosome nothwendig.

Für den anderen Fall, die Biene, ist, da hier so gut wie stets eine normale Entwicklung des unbefruchteten Eies erfolgt, eine gleiche Deutung wie für Liparis ausgeschlossen. Gegen die Untersuchung Blochmann's muss man zwei Einwände erheben: einmal enthält sie zu grosse Lücken; es sind nur sehr wenige Stadien beschrieben, worauf der Nachweis, dass zwei Richtungskörper abgeschnürt werden, sich gründet — Die zweite Richtungspindel fehlt zum Beispiel überhaupt! — und die wenigen Bilder sind durchaus nicht so klar, um eine sichere Beurtheilung zu gestatten; und dann findet sich in derselben eine Angabe und zwar sehr wichtige, welche wohl ohne grosse Bedenken als irrthümlich bezeichnet werden darf[1]). Bei Apis soll nämlich der zweite Richtungskörper sich theilen. „Bei Apis“ sagt Blochmann (l. c. p. 88), „scheint recht häufig eine Theilung dieses zweiten Richtungskörpers vor-

1) Es bedarf kaum der Erwähnung, dass ich dem Forscher hieraus durchaus keinen Vorwurf mache, weil das Bienenei ein schwer zu behandelndes Object ist und weil man zu der Zeit auf Zahl und Bau der Chromosome, kurz auf die Details noch nicht so viel Werth legen konnte wie heute und weil die hier behandelte Frage noch nicht so scharf gefasst war.



zukommen. In Fig. 5 und 6 lässt sich davon nichts erkennen, dagegen tritt dies in den den Figuren 7 und 8 zu Grunde liegenden Präparaten deutlich hervor. In Fig. 7 sehen wir an Stelle des zweiten Richtungskernes deutlich zwei getrennte Körnchengruppen, in Fig. 8 liegen dieselben noch näher zusammen und zwischen denselben ist eine Zellplatte angedeutet. Dass die Dreizahl der Körnchengruppen (Richtungskerne) nicht wie sonst durch eine Zweitheilung des ersten Richtungskernes zu Stande kommt, ist hier ganz sicher, da dieser stets direkt unter der Oberfläche des Eies und ziemlich weit von den beiden anderen Körnchengruppen getrennt liegt und da an ihm in keinem Präparat die Andeutung einer Theilung beobachtet werden konnte.“ Nach allen bisherigen Beobachtungen der neueren Zeit, wo man auf den Bau der Chromosome Gewicht gelegt hat, sind die Tochterchromosome der zweiten Richtungsspindel eintheilig gebaut, mithin zu einer Theilung nicht fähig, falls nicht etwa ein Ruhestadium, das aber noch niemals beobachtet ist, eingeschoben würde, während der erste Richtungskörper zweitheilige Chromosome besitzt und deshalb sich noch einmal theilen kann. Da gegenüber den bestimmten, oben mitgetheilten Angaben an eine Verwechslung des ersten und zweiten Richtungskörpers nicht zu denken ist, so bleibt meiner Ansicht nach nur übrig eine andere Deutung zu versuchen, nämlich diejenige, dass die zwei neben einander liegenden Chromatinportionen, welche Blochmann für die zwei Tochterplatten des zweiten Richtungskörpers hält, nicht diese Bedeutung haben, sondern vielleicht nur die eine Tochterplatte des ersten darstellen, der sich, wie man weiss, ziemlich allgemein bei Insekten noch einmal theilt. Doch mag diese Vermuthung richtig sein oder nicht, jedenfalls darf wohl behauptet werden, dass die Blochmann'schen Beobachtungen ebenso wenig wie diejenigen Platner's als genügend betrachtet werden können, um das durch zahlreiche Beobachtungen gut begründete Zahlengesetz der Richtungskörper zu Fall zu bringen. Meiner Ueberzeugung nach hat es volle Gültigkeit.

Dass man aber trotzdem nur mit Vorsicht die Hypothese vertreten kann und vor allem keine Verallgemeinerung in dem Sinne wagen darf, dass ein Ei mit halber Chromatinmasse überhaupt nicht entwicklungsfähig ist, lehrt das bekannte Experiment Boveri's (13), die Befruchtung eines kernlosen Eistücks mit einem Spermatozoon und die Entwicklung eines normalen, nur

kleineren Embryos aus demselben. Indessen darf man wohl hierbei auf einen Unterschied gegenüber den Arthropodeneiern, der nicht ohne Bedeutung sein dürfte, aufmerksam machen, dass es sich nämlich hier um ein Eistück, nicht um ein ganzes Ei handelt. In den Fällen bei Artemia äusserte sich die Wirkung des Mangels an Chromatin vornehmlich darin, dass eine Theilung des Eies unterblieb, dass die ersten Furchen wohl einzuschneiden begannen, aber nicht das Ei vollständig zerlegten. Dagegen findet man in anderen Fällen und auch bei anderen Thieren, dass, wenn erst mehrere Kerne gebildet und diese durch den Dotter vertheilt sind, dann eine Zerklüftung des Eies möglich ist, wobei jeder Kern eine anliegende Parthie des Protoplasmas abschnürt. Ferner sehen wir, dass eine Entwicklung des ganzen Eies bei den Echinodermen im Falle von Nichtbefruchtung bisher noch nicht beobachtet wurde, vielmehr wenn ein Ansatz zu derselben gemacht wurde, der Nachweis erbracht wurde, dass der zweite Richtungskörper nicht abgeschnürt worden ist. Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich betonen, dass ich nicht der Ansicht bin, dass ein Ei mit halber Chromatinmenge, soweit die Qualität wichtig ist, nicht im Stande ist, einen normalen Embryo zu liefern, sondern dass ich glaube, dass die Quantität hier allein in Frage kommt, besonders für die ersten Theilungen des Eies.

Man könnte entgegenhalten, dass, da man allgemein das Centrosom als das die Zelltheilung beherrschende und bewirkende Organ ansieht, die unterbleibende Zelltheilung ihren Grund nicht in einem Chromatinmangel, sondern in einer Schädigung oder zu geringen Grösse des Centrosoms haben muss. Es ist natürlich, dass diese Ansicht das Richtige treffen kann, zumal man es in der That zuweilen, aber durchaus nicht immer in solchen Fällen nicht so klar entwickelt gefunden hat wie sonst, aber es ist dagegen zu bedenken, dass einmal in dem Experiment Boveri's, das zu einem völlig normalen Resultat geführt hat, in der That nur ein Centrosom von gleicher Grösse vorhanden gewesen ist, und dann dass es wenig glaublich ist, dass das Centrosom der zweiten Spindel anders beschaffen sein sollte als das der ersten, da in beiden Fällen eine mitotische Theilung vorliegt, und dass das der ersten völlig genügt, wie das parthenogenetische Ei zeigt.

Wenn ich somit auch den obigen Beobachtungen, welche gegen die Richtigkeit der Hypothese, dass ein Ei mit halber Chromatinmasse nicht entwicklungsfähig ist, zu sprechen scheinen, nicht eine volle Beweiskraft zuerkennen kann, wie es von anderer Seite geschehen ist, so liegt es mir doch fern, jede Möglichkeit, dass sie nicht richtig wäre, auszuschliessen, und sie für bewiesen zu halten. Hierfür bedarf es einer weit ausgedehnteren Untersuchung parthenogenetisch sich entwickelnder Eier, und vor allem kann hier meiner Ansicht nach das Experiment entscheidend mithelfen.

Ich würde vollkommen befriedigt sein, wenn die Untersuchung zu neuen Arbeiten in dieser Richtung anregen sollte.

Uebrigens glaube ich kaum, dass die vorgetragene Anschauung irgendwo auf besonders heftigen Widerstand stossen wird. Denn sie wird bereits fast durchweg von allen Autoren, welche über die Frage, unter welchen Bedingungen ist Parthenogenese möglich, sich ausgesprochen haben, mehr oder minder vertreten; man kann sehen, dass der Grundgedanke der Hypothese, dass die Masse für die Entwicklung eines Eies von Wichtigkeit ist, schon aufgetaucht ist, ehe man über die Bedeutung der Richtungskörper Klarheit gewonnen hatte. Die beiden Thatsachen, die Ausstossung der Richtungskörper und die Aufnahme eines Spermatozoons, mussten nothwendig zu dem Schluss drängen, dass das, was durch die ersteren verloren geht, durch das letztere dem Ei wieder ersetzt wird, und hieran musste sich die weitere Folgerung knüpfen, dass im Fall einer Nichtbefruchtung die Eier Nichts abgeben dürfen. So spricht schon Balfour (3 p. 73) aus, dass „nach der Bildung der Polzellen der innerhalb des Eies zurückbleibende Ueberrest des Keimbläschens (der weibliche Vorkern) zu weiterer Entwickelung unfähig ist ohne Hinzufügung des nuclearen Theiles des männlichen Elements (des Spermatozoons, und dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenesis eintreten müsste.“ Dieser Grundgedanke findet sich dann wieder bei Strasburger (50), Weismann (55—57), Boveri (12), O. Hertwig (29) u. a. und wurde nur mit dem allmählichen Fortschreiten unserer Kenntnisse über die Bedeutung der Richtungskörper und über die Einzelvorgänge bei diesen Theilungen modificirt. So bekam durch die Entdeckung der Bil-

dung nur eines Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern durch Weismann (55) und Blochmann (9, 10) der Satz, dass die parthenogenetischen Eier keine Richtungskörper abschnüren, folgende Fassung: „Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern liegt darin, dass bei ersteren nur eine primäre Richtungszelle ausgestossen wird, bei den letzteren deren zwei“ (Weismann 56 p. 16). Dieses Zahlengesetz der Richtungskörper schien sich anfangs durch die zahlreichen Beobachtungen Weismann's und Ischikawa's (58, 59), Blochmann's (9) u. a. als durchgängig richtig zu erweisen, bis die Beobachtungen Blochmann's und Platner's, welche ich oben angeführt habe, dass nämlich bei den unbefruchteten Eiern von Apis und Liparis zwei Richtungskörper abgeschnürt würden, dasselbe stark erschütterten. Man nahm dieselben als völlig einwandfrei hin und selbst Weismann, der das Gesetz durch Beobachtungen und durch seine ausgezeichneten, stets anregenden Schriften zur Geltung gebracht hatte, erkannte die Ausnahme an. Die auffallende Erscheinung, „dass Parthenogenese auch dann noch möglich ist, wenn die Quantität des Keimplasmas im Ei auf die Hälfte vermindert wurde“ (Weismann 57 p. 99) suchte man jetzt damit zu erklären, dass die Eier von Apis und Liparis nur fakultativ, diejenigen, die stets nur einen Richtungskörper abschnüren, stets parthenogenetisch sind, und dass — indem man an der Annahme, dass eine bestimmte Masse von Chromatin zur Entwicklung nothwendig ist, festhielt, — eine Vermehrung desselben auf die normale Masse durch irgend einen besonderen Vorgang stattfinden müsse. Dass derartige Erklärungen nicht befriedigen können, liegt auf der Hand; denn einmal ist die Biene sicher zu denjenigen Thieren zu rechnen, bei denen die Parthenogenese regelmässig, nicht exceptionell auftritt, und dann sind derartige Vorgänge, besonders starkes Wachsthum und dergleichen, welche die Ergänzung des Chromatins herbeiführen sollen, bisher noch in keinem Falle beobachtet, und es ist nach allem, was wir über das Wachsthum des Chromatins wissen, im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass sie vorkommen.

Werden die Beobachtungen Platner's und Blochmann's als völlig beweiskräftig angenommen, was sie meiner Ansicht nach keineswegs sind, wie ich oben auseinander gesetzt habe,

so kann meiner Ueberzeugung nach die Hypothese nicht aufrecht erhalten werden.

Durch die oben schon kurz angeführten Beobachtungen Boveri's (12) bei Ascaris und Pterotrachea und O. Hertwig's (29) bei Asteracanthion, bei welchen Formen die Einbeziehung des zweiten Richtungskörpers in das Ei und seine Umwandlung zum Kern verfolgt wurde, erhielt die ganze Frage eine weit bestimmtere Fassung und Beantwortung. Schon 1887 sprach sich Boveri über die Parthenogenese folgendermaassen aus: „Ich bin der Ueberzeugung, dass auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zwei aufeinander folgende Theilungen eingeleitet werden, aber nur die eine wirklich zu Stande kommt, die andere dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, sich im Wesentlichen auf die Theilung der chromatischen Elemente beschränkt, welche Rückbildung mehr oder weniger weit ausgebildet sein kann. Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhezustand zurückkehrt, oder es erfolgt nur einfach noch eine Theilung der Elemente. Es wäre dann die parthenogenetische Entwicklung nicht so aufzufassen, dass die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbliebe, sondern eher so, dass dieser zwar entsteht, aber im Ei zurückgehalten wird und nun sein Kern mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite Richtungskörper würde so gewissermaassen die Rolle des Spermatozoons übernehmen, und man könnte nicht ohne Berechtigung den Satz aussprechen: Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper." (12[1]) p. 495.) Und ebenso klar äussert sich O. Hertwig (31a p. 127): „Bei Eiern, die zu parthenogenetischer Entwicklung bestimmt sind, hat eine Reduction der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr. Daher unterbleibt bei ihnen die Bildung des zweiten Richtungskörpers, durch welchen sonst die Reduction bewirkt wird, entweder ganz (gewöhnlicher Vorgang bei der Parthenogenese) oder es legt sich noch die zweite Richtungsspindel an, zwei Kerne entstehen aus ihr, verschmelzen aber wieder nachträglich untereinander. So wird der Vorbereitungsprocess für die Befruchtung wieder rückgängig gemacht (Uebergang zu parthenogenetischer Entwicklungsweise)."

Dieser kurze Ueberblick wird genügen, um zu zeigen, dass die oben im Anschluss an meine Beobachtungen besprochene Hypothese, dass das parthenogenetische Ei nur entwicklungsfähig, wenn es die normale Masse an Chromatin, das heisst dieselbe Masse wie ein befruchtetes Ei besitzt, keineswegs neu ist, sondern bereits von den früheren Forschern, besonders von Weismann, Boveri und O. Hertwig vertreten und bis in das Einzelne angeben worden ist. Meine Untersuchung, hoffe ich, wird ihren Auseinandersetzungen eine gute Stütze geben.

Zum Schluss möge noch auf einige andere, speciellere Fragen, welche mit meinen Beobachtungen zusammenhängen, eingegangen werden.

Die Chromosome, welche bei Artemia in die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel eintreten, sind viertheilig d. h. also sie sind derartig gebaut wie die eines befruchtungsbedürftigen Eies, das Ei von Artemia ist mithin stets befruchtungsfähig[1]), indem es den zweiten Richtungskörper abschnüren und hierdurch die Chromatinmenge auf die für eine Befruchtung nothwendige Quantität reduciren kann. Da die letztere ausbleibt, so hilft sich das Ei selbst, indem es entweder nur den ersten Richtungskörper abschnürt, oder indem der zweite zwar gebildet, aber nicht abgeschnürt wird, im Ei verbleibt und hier zum Kern sich umwandelt, und sein Chromatin später zu dem des Eikerns in der Furchungsspindel hinzutritt. Im ersteren Falle enthält der Eikern die halbe Chromatinmasse, die sich im folgenden Ruhestadium wieder auf Eins ergänzt, im zweiten dagegen wie beim befruchteten Ei nur ein Viertel, das fehlende Viertel bringt der zweite Richtungskörper hinzu; beide Viertel wachsen im Ruhestadium wieder auf je $^1/_2$, die sich in der Furchungsspindel zu Eins addiren. Somit zwei Wege, aber ein und dasselbe Resultat!

Bei genauerer Erwägung ergeben sich indessen einige wichtige Unterschiede zwischen beiden. Im ersten Falle, wo der Ei-

1) Eine andere Ansicht (16) habe ich bereits für irrthümlich erklärt. Dass ich hier die Theilungen der Ovocyten ebenfalls nicht als Reductionstheilungen im Sinne Weismann's auffasse, bedarf wohl kaum einer ausdrücklichen Erwähnung.



kern zugleich Furchungskern im wahren Sinne des Wortes (wahrscheinlich das einzige Mal, da bei befruchteten Eiern in den beiden Kernen, auch wenn die Vacuolen verschmelzen, ihr Chromatin stets bis zur Bildung der Furchungsspindel getrennt bleibt) ist, hat die Zelle, welche in die Entwicklung eintritt, einen ganz anderen Werth als im zweiten Falle, wo die Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper erfolgt; dort ist sie nämlich gleichwerthig einer Ovocyte zweiter Ordnung, hier dagegen dem Ei. Diesen Unterschied hat Boveri (12[3]) bereits hervorgehoben; er glaubt, dass „auch bei weitestmöglicher Rückbildung doch wenigstens noch eine Halbirung der von der ersten Richtungsspindel her im Ei verbleibenden Chromosomen nachweisbar sein muss.“ (p. 68.) Wie Artemia gelehrt hat, scheint in den meisten Fällen die Trennung der Tochterplatten der zweiten Spindel nicht zu erfolgen, und auch bei den Thieren, wo Parthenogenese regelmässig vorkommt, Aphiden, Rotatorien u. a. ist immer nur eine Theilung beobachtet worden. Die Thatsache, dass bei diesen Thieren eine jüngere Zellgeneration als gewöhnlich die Entwicklung beginnt, ist allerdings überraschend, indessen ist, wie mir scheint, in Wirklichkeit die Differenz keine wesentliche. Denn das Protoplasma und der Dotter sind dieselben in der Ovocyte wie im Ei, und das Chromatin ist, da die Chromosome bereits fertig für die zweite Theilung ausgebildet in die erste eintreten, und da ein Ruhestadium fehlt, auch das nämliche. Ob die eine Hälfte erst noch sich trennt von der anderen und dann wieder zu ihr zurücktritt, oder ob dieses unterbleibt, dürfte für die Entwicklung gleichgültig sein; denn das Wachsthum und die Spaltung wird in einer einzigen Vacuole genau ebenso vor sich gehen wie in zwei Vacuolen.

Ein anderer wichtiger Unterschied betrifft die Zahl der Chromosome. In den meisten Eiern zeigt die Furchungsspindel und ihre Abkömmlinge 84, in anderen 168. Wie, wird man fragen, geht die Reduction der Chromosome vor sich? Bei einem befruchtungsbedürftigen Ei, wissen wir, treten die Chromosome in der Ovocyte nur in der halb so grossen Zahl auf wie sonst, ferner sind sie viertheilig und nicht zweitheilig gebaut. In den Fällen[1]), wo 168 Chromosome die Furchungskerne aufweisen, und

1) Die Entwicklungsfähigkeit solcher Eier wird vorausgesetzt.

84 viertheilige sich in der Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel finden, dürfte die Reduction wohl in der gleichen Weise wie beim befruchtungsbedürftigen Ei erfolgen. Die Zahl 168 wird also für Artemia die normale sein, das heisst diejenige Zahl, welche im Falle einer Befruchtung in den Furchungskernen u. a. sich finden wird. Anders liegt aber die Sache bei den Eiern, welche die Zahl 84 nicht nur in den Reifespindeln, sondern auch in allen übrigen besitzen. Hier kann von einer Reduction keine Rede sein. Denn die Zahl 84 ist bereits die reducirte Zahl. Falls nicht in den späteren Stadien, die ich in Bezug auf diesen Punkt nicht enträthseln konnte, ein Zerfall der 84 in 168 eintreten sollte, was mir aber im Hinblick auf die sonst beobachtete Constanz der Zahl der Chromosome sehr unwahrscheinlich ist, so bleibt keine andere Annahme übrig als diejenige, dass die Ausbildung der Chromosome im Keimbläschen für die erste Richtungsspindel nicht anders erfolgt als wie in den übrigen Kernen für jede andere Spindel. Die Zahl der Quertheilungen der Segmente muss dieselbe sein, da wir dieselbe Zahl von Chromosomen finden, und auch die der Spaltungen kann keine grössere sein, da dieses sonst wieder eine Unterdrückung einer Quertheilung bedingen würde, oder nur dann, wenn die zweitheiligen Chromosome, welche in den Eikern übergehen, zu einem später verschmelzen und in allen Spindeln also nur zweitheilige auftreten würden; es würde dann aber jedes Tochterchromosom doppelt so gross wie in anderen Fällen sein, was wieder eine Aenderung des Theilungsapparates zur Folge haben müsste. Um diesen Schwierigkeiten aus dem Wege zu gehen, möchte ich daher annehmen, dass die zwei Theile eines der 84 Chromosome, welche in den Eikern übergehen, verbunden bleiben, oder nicht verschmelzen und jeder Theil in dieser Verbindung mit dem anderen wächst und sich spaltet, dass mithin die Chromosome in der Aequatorialplatte jeder Spindel stets viertheilig sind, und dass bei der Ausbildung derselben für die Richtungsspindel nicht zwei Spaltungen wie bei befruchtungsbedürftigen Eiern, sondern nur eine erfolgt. In Folge der Viertheiligkeit sind mithin auch diese Eier stets befruchtungsfähig, denn sie können den zweiten Richtungskörper abschnüren.

Vergleicht man die beiden Modi, nach welchen die Reifung

von Artemia verläuft, und zieht ferner noch die Fälle in Betracht, in denen keine Entwicklung erfolgte, weil wahrscheinlich der zweite Richtungskörper abgeschnürt worden war, so wird man unwillkürlich veranlasst, in diesen drei Modi drei Stufen zu sehen, welche den Weg anzeigen, wie die Parthenogenese sich allmählich aus dem befruchtungsbedürftigen Ei ausgebildet hat.

Es ist keine Frage, dass die Parthenogenese bei Artemia secundär aufgetreten ist, dass die Befruchtung für das Ei früher ebenso eine Nothwendigkeit gewesen ist wie jetzt für den ihr nahe stehenden Branchipus. Aus welchen Gründen die Unterdrückung der Männchen erfolgte, diese Frage wird sich schwerlich lösen lassen, man wird sich hier mit der „Erklärung", es liege eine „Anpassung an die Lebensverhältnisse" (vgl. Taschenberg 53) vor, vorläufig begnügen müssen. Am Beginn der Entstehung der Parthenogenese haben wir es jedenfalls mit Eiern zu thun, welche noch zwei Richtungskörper abschnüren. Durch das Ausbleiben der Männchen fehlt dem Ei Chromatin. Ein Ersatz konnte zunächst, da die ganze Reifung wie früher verlaufen musste, nur geschafft werden, wenn, wie schon Weismann u. a. erörtert haben, der zweite Richtungskörper nicht abgeschnürt wurde. Der eine Fall, welcher uns eine Verbindung zwischen dem Eikern und dem schon fast ganz abgeschnürten zweiten Richtungskörper zeigt (Fig. 48), kann uns den Weg angeben, auf welchem dieser Process erfolgt ist. Es ist kaum wahrscheinlich, dass wenn die Abschnürung vollständig durchgeführt ist, der zweite Richtungskörper selbstständig wieder zurückwandert, da er jede Beziehung zum Ei verloren hat. Es scheint mir eine Einbeziehung nur möglich, wenn derselbe nicht das Ei verlässt, sondern in ihm zurückgehalten wird. Dieses wird im Anfang nur in der Weise haben geschehen können, dass die Trennung der Tochterplatten nicht zu Ende geführt wurde, dass die untere sich schon zum Kern, also zum Eikern, umwandelte, wenn die Theilung noch im Gange ist, wenn der Richtungskörper noch nicht über die Oberfläche des Eies sich erhoben hat. Es wird somit der Eikern den zweiten Richtungskörper zurückhalten.

Je mehr die Parthenogenese die herrschende Fortpflanzungsweise geworden ist, um so mehr wird die zweite Theilung unterdrückt sein und die Entwicklung eine Abkürzung erfahren haben. Es

wird sich nur die Spindel noch ausgebildet haben, und zuletzt ist selbst dieses unterblieben, und die Hälfte des ersten Richtungskörpers wandelt sich direkt zum Eikern um. Es müsste interessant sein, die Artemia in Bezug auf die Reifung dort zu untersuchen, wo die Männchen noch ziemlich regelmässig auftreten wie z. B. bei Odessa oder Cagliari, ob hier die Fälle, in denen der zweite Richtungskörper den Spermakern ersetzt, häufiger sind als diejenigen, wo nur noch ein einziger abgeschnürt wird. Die Stufe, wo die Ovocyte zweiter Ordnung zugleich die Embryonalzelle ist, und wo in Folge dessen die reducirte Zahl der Chromosome sich durch die ganze Entwicklung erhält, würde auch die letzte sein müssen, welche ein parthenogenetisches Ei erreichen kann, wenn nicht die Möglichkeit einer Befruchtung verloren gehen soll. Sie scheint erreicht zu sein bei den Thieren, bei denen bisher nur ein einziger Richtungskörper nachgewiesen ist, wie Aphiden, Rotatorien. Die Eier bleiben immer befruchtungsfähig; der viertheilige Bau der Chromosome bedingt die Durchführung der ersten Theilung, da sonst zu viel Chromatin vorhanden wäre. Eine Unterdrückung derselben würde eine Befruchtung unmöglich machen; sie könnte nur geschehen, wenn das Keimbläschen sofort Furchungskern würde, die bisherigen Beobachtungen berechtigen zu dem Schluss, dass mindestens ein Richtungskörper bei allen Eiern stets abgeschnürt wird.

Zuletzt mögen noch die beiden Formen, Artemia und Branchipus, welche aus einer gemeinsammen Stammform hevorgegangen sein dürften, in Bezug auf die hier behandelten Punkte verglichen werden; es ergeben sich hierbei kleine interessante Unterschiede; Branchipus ist befruchtungsbedürftig; eine Parthenogenese ist noch niemals beobachtet worden, und Versuche (18, 15), Eier zur parthenogenetischen Entwicklung zu bringen, sind gescheitert. Es schliesst dieser negative Erfolg nicht die Möglichkeit einer solchen aus, aber sie ist von vornherein sehr wenig wahrscheinlich, weil wir bei diesem Thiere schon Einrichtungen finden, welche offenbar als Anpassung an die Begattung entstanden sind. Am Uebergang nämlich vom Oviduct zum Uterus finden sich bei Branchipus hohe Zellenpolster (Claus 18), welche die Oeffnung sehr verengen, und welche den Zweck zu haben scheinen, eine vorzeitige Befruchtung der Eier in den Ovarien und Ovidukten zu

verhindern, ferner aber auch ein vorzeitiges Uebertreten der Eier in den Uterus unmöglich zu machen, bevor die Begattung erfolgt ist. Denn es bleiben die Eier stets so lange in den Oviducten, bis die letztere vor sich gegangen ist. Diese beiden Processe stehen, wie man leicht beobachten kann, in einem ganz auffallenden Zusammenhang. Bei Artemia dagegen finden wir, wie Claus (18) schon hervorgehoben hat, die Zellenpolster nicht. Ob sie noch nicht vorhanden gewesen sind, als die Parthenogenese sich ausbildete oder ob sie in Folge derselben wieder rückgebildet sind, möge dahingestellt bleiben, jedenfalls ist ihr Fehlen für die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung von grosser Wichtigkeit, indem ein Uebertreten der Eier in den Uterus ermöglicht ist, auch ohne dass eine Begattung erfolgt. Während somit Branchipus an die Begattung gebunden erscheint, und hier Einrichtungen sich ausbilden, welche eine solche bedingen, ist Artemia auf dem Wege, sich ganz der parthenogenetischen Fortpflanzung anzupassen. Ein Theil der Eier schnürt noch beide Richtungskörper ab und geht in Folge dessen zu Grunde, bei einigen wird der Versuch gemacht, den zweiten wieder in das Ei einzubeziehen, bei anderen gelingt es, es bilden sich aber noch zwei Kerne aus, und endlich bei dem grössten Theil ist die Bildung des zweiten Richtungskörpers ganz unterdrückt, damit die letzte Stufe, welche möglich ist, erreicht, wenn nicht die Möglichkeit einer Befruchtung völlig ausgeschlossen werden soll.

Marburg in Hessen, Zoologisches Institut, Juli 1893.

Literatur.

1. J. Arnold, Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 1887.
2. Derselbe, Weitere Mittheilungen über Kern- und Zelltheilungen in der Milz etc. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 31. 1888.
3. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebers. v. Vetter. Bd. I. Jena 1880.
4. M. A. Barthélemy, Études et considérations générales sur la parthénogénèse. Annal. des sciences natur. Zoologie (4) T. XII. 1859.
5. Ed. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig u. Paris, 1883.
6. Derselbe und A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. Jahrg. 57, 3 sér, T. 14. 1887.
7. H. Blanc, Note préliminaire sur la maturation de la fécondation de l'oeuf de la truite. Bull. de la Soc. Vaud. d. sciences natur. Vol. 27. 1891.
8. F. Blochmann, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg 1886.
9. Derselbe, Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrb. Bd. 12. 1887.
10. Derselbe, Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb. Bd. 15. 1889.
11. v. Bock, Parthenogenesis bei Ocneria dispar. Entomolog. Nachrichten. Jahrg. XIV. Berlin 1888.
12. Th. Boveri, Zellen-Studien.
    1. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. 21. 1887.
    2. Ebenda. Bd. 22. 1888.
    3. Ebenda. Bd. 24. 1890.
13. Derselbe, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München. Bd. V. 1889. H. 2.
14. Derselbe, Befruchtung. In: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte; herausg. von Merkel u. Bonnet. Bd. I. 1891.
15. A. Brauer, Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. Abhandlg. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1892.



16. Derselbe, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Zool. Anz. XVI. No. 417. 1893.

17. Derselbe, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42. 1893.

18. C. Claus, Untersuchung über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 6.

19. C. Düsing, Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. 17 (N. F. Bd. 10). 1884.

19a. R. Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56. 1893.

20. H. Fol, Die „Centrenquadrille", eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anatom. Anz. 6. Jahrg. No. 9/10.

21. A. Gerstäcker, Arthropoden. In: Bronn's Klassen u. Ordnungen. Bd. V. 1866—79.

22. R. Greeff, Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. 5. Mitth. Sitzgsber. der Ges. zur Beförd. d. gesammt. Naturw. Marburg 1876.

23. L. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morph. observés chez les plantes et chez les animaux. Ann. sc. natur. T. XIV. Botanique 1891.

24. V. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Ueber die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 41. 1893.

25. D. Hansemann, Ueber pathologische Mitosen. Arch. f. patholog. Anat. u. Physiol. (Virchow). Bd. 123. 1891.

26. L. F. Henneguy, Nouvelles recherches sur la division indirecte. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Jahrg. 27. 1891.

27. C. Herbst, Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. Biolog. Centralbl. Bd. XIII. 1893. No. 1.

28. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

29. Derselbe, Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.

30. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

31. Derselbe, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1893.

31a. Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36. 1890.



32. Derselbe und R. Hertwig, Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

33. N. Joly, Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina Leach). Ann. Sci. Nat. [2] Zoologie XIII. 1840.

34. K. v. Kostanecki, Ueber Kerntheilungen bei Riesenzellen. Anat. Hefte. I. H. III. 1892.

35. A. Lameere, A propos de la maturation de l'oeuf parthénogénétique. Bruxelles 1890.

36. H. Lebrun, Les centrosomes dans l'oeuf de l'Ascaris megalocephala. Anatom. Anzeiger. Jahrg. VI. No. 19/20. 1892.

37. R. Leuckart, Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis. Frankfurt a./M. 1858.

38. F. Leydig, Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

39. E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris, Binney. Bull. Mus. Compar. Zool. at Harvard College. Cambridge 1881. Vol. 6.

40. Ch. S. Minot, A sketch of Comparative Embryology. Americ. Naturalist. Vol. 14. 1880.

41. A. Oppel, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 39. 1892.

42. G. Platner, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralbl. Bd. 8. No. 17. 1888.

43. J. Rückert, Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anatom. Anzeiger. Jahrg. VII. 1892. No. 1.

44. W. J. Schmankewitsch, Ueber das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Mülhausenii Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.

45. Derselbe, Zur Kenntniss des Einflusses der äusseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere. Ebenda. Bd. 29. 1877.

46. J. Schottländer, Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 31. 1888.

47. C. Th. v. Siebold, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig 1856.

48. Derselbe, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

49. Derselbe, Ueber Parthenogenesis der Artemia salina. Sitzgsber. math.-phys. Cl. bayer. Akad. Wiss. München. 3. Bd. 1873.



50. E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

51. Derselbe, Histologische Beiträge. Heft 1. Jena 1888.

52. Derselbe, Histologische Beiträge. Heft 4. Jena 1892.

53. O. Taschenberg, Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Halle 1892.

54. A. Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. II—IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28, 1877 und Bd. 33, 1880.

55. Derselbe, Die Continuität des Keimplasmas. Jena 1885.

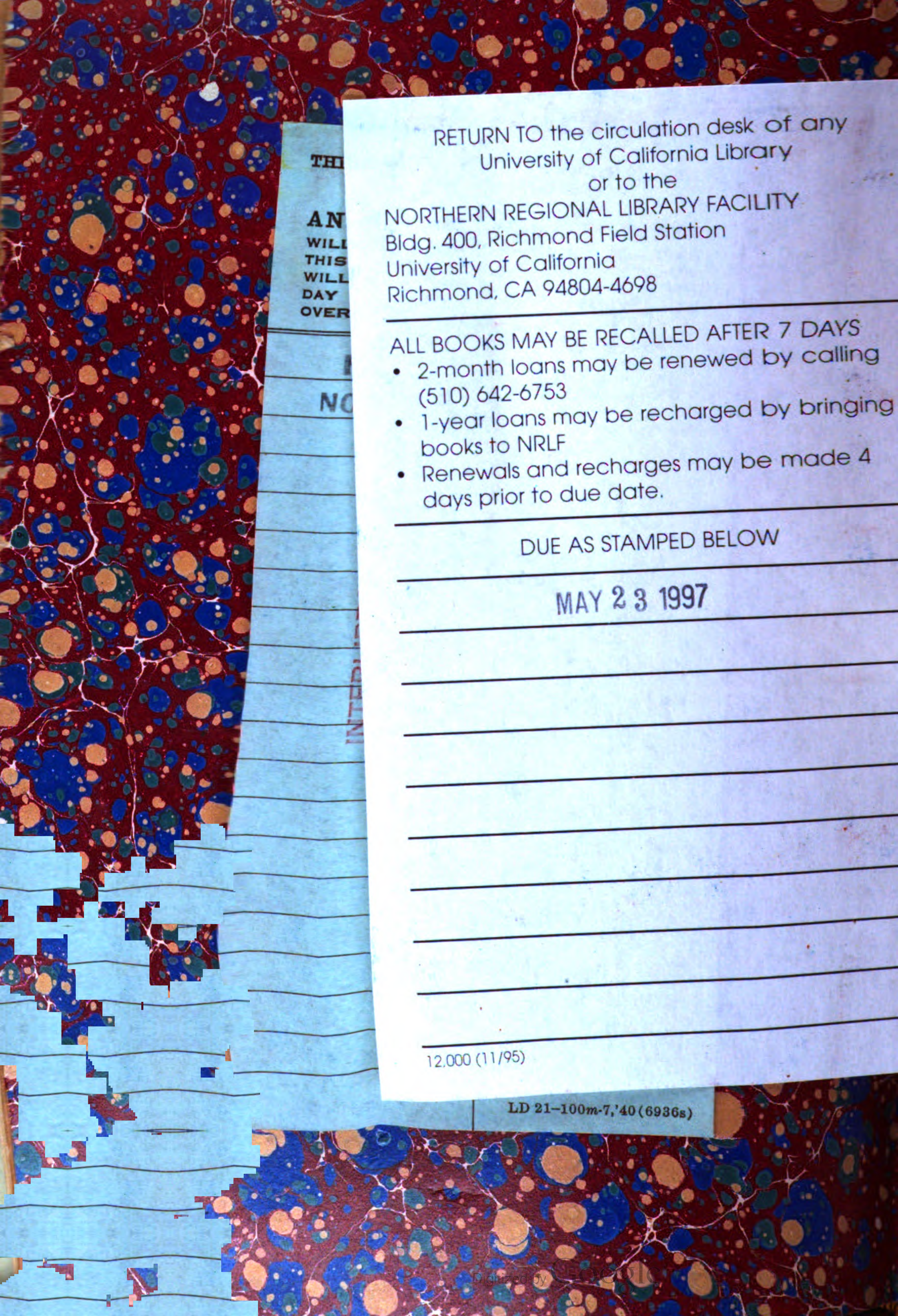
56. Derselbe, Ueber die Zahl der Richtungskörper. Jena 1887.

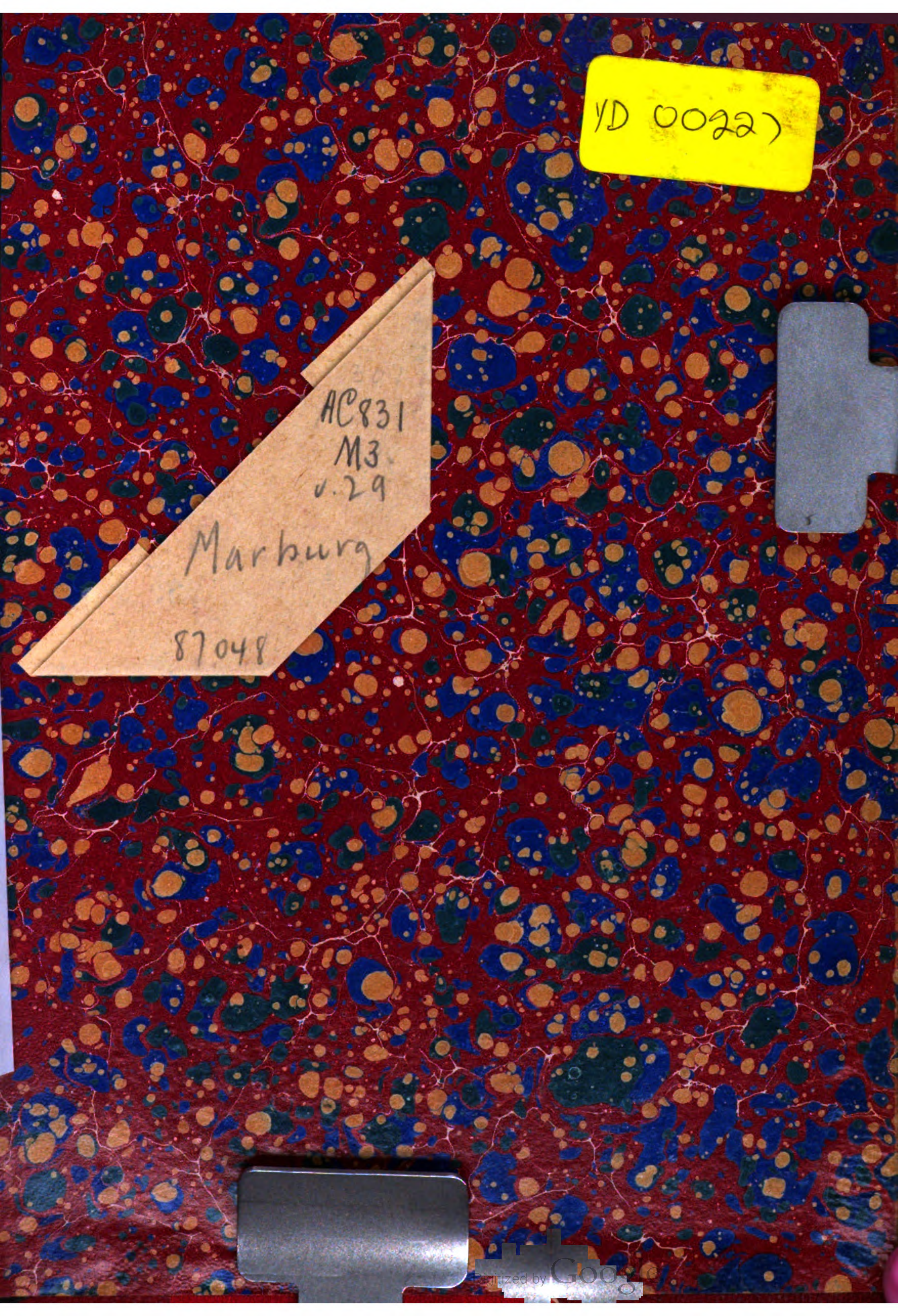
57. Derselbe, Amphimixis. Jena 1891.

58. Derselbe und Ischikawa, Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. III. 1887.

59. Dieselben, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. Bd. III. 1889.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.




YD 00227
AC831
M3
v.29
Marburg
87048
Digitized by Google

